
LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
D1655 .H57 1904 STOR
Die Elemente der Entwicklungslehre des M



DIE ELEMENTE

DER

ENTWICKLUNGSLEHRE

DES

MENSCHEN UND DER WIRBELTIERE.

ANLEITUNG UND REPETITORIUM

FÜR

STUDIERENDE UND ÄRZTE

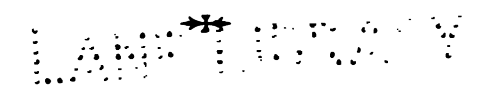
VON

OSCAR HERTWIG,

O. Ö. PROFESSOR, DIREKTOR DES ANATOMISCH-BIOLOGISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN.

ZWEITE AUFLAGE.

MIT 373 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1904.

Piererscho Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

Vorwort.

„Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper."
C. E. v. BAER, Über Entwicklungsgesch. der Tiere, Beobachtung und Reflexion (Bd. I, S. 231).

Wie in keinem Zeitraum zuvor, hat der Gedanke der Entwicklung die Wissenschaft im 19. Jahrhundert beherrscht, am tiefsten und nachhaltigsten aber die Biologie. Wie sind die Lebewesen entstanden? Wie hat sich ein so hoch zusammengesetzter Organismus wie der Mensch, in welchem sehr zahlreiche Organe wie nach bestimmtem Plan harmonisch zusammenwirken, auf natürlichem Wege gebildet? Solche und ähnliche Fragen sind das Losungswort in der biologischen Wissenschaft der letzten 50 Jahre gewesen. Seit den Tagen, in welchen C. E. VON BAER sein Meisterwerk, welchem ich das Motto zu meinem Vorwort entnommen habe, geschrieben hat, ist die Entwicklungslehre ein Hauptfeld anatomischer Forschungen geworden; durch die emsige und auf sicheren Wegen nach bestimmten Zielen gerichtete Tätigkeit zahlreicher, vorzüglicher Forscher ist in einer kurzen Spanne Zeit ein Wissensgebäude entstanden, das einen Physiologen des 18. Jahrhunderts, einen HALLER oder CASPAR FRIEDRICH WOLFF, wenn sie jetzt wieder unter den Lebenden erschienen, mit Bewunderung erfüllen würde.

Der dem Studium der Entwicklungsprozesse zugewandte Eifer der Forscher hat mehr und mehr auch im Kreise der Studierenden und Ärzte ein lebhafteres Interesse für die Tatsachen und Theorien der Entwicklungslehre wachgerufen. Diesem Umstand glaube ich es nicht zum wenigsten zu verdanken, dafs im Laufe von 12 Jahren mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere sechs Auflagen erlebt hat (seitdem ist 1902 die siebente Auflage erschienen), und dafs es in die französische, englische, italienische und russische Sprache übertragen worden ist und in den beiden ersteren auch schon eine zweite Auflage erlebt hat.

Das Studium der Entwicklungsgeschichte den Studierenden der Medizin und Naturwissenschaften noch mehr zu erleichtern und es soweit als möglich zu einem allgemeinen Bildungsmittel zu machen, ist die Aufgabe des vorliegenden Buches, welchem ich den Titel: „Elemente der Entwicklunglehre" gegeben habe. Bei der Neubearbeitung der letzten Auflagen meines Lehrbuchs ist mir immer mehr zum Bewufstsein gekommen, dafs ich in ihm zwei nicht leicht zu vereinende Aufgaben zu verbinden gesucht habe. Einmal sollte es ein Hilfsmittel bei der Erlernung der entwicklungsgeschichtlichen Disziplin für den Anfänger, zugleich aber auch ein wissenschaftliches Buch sein, in welchem der Forscher sich einen Überblick über den Stand der wissenschaftlichen Fragen und einen Einblick in neue Errungenschaften verschaffen konnte. Es wurde daher auch mit aus-

führlichen Literaturübersichten versehen. Daraus sind für mich zwei Schwierigkeiten erwachsen. Die eine bestand darin, bei der raschen Aufeinanderfolge der Auflagen den in der kurzen Zwischenzeit eingetretenen Errungenschaften nach allen Seiten gerecht zu werden, worüber ich mich schon in der 5. und 6. Auflage, in letzterer mit folgenden Worten ausgesprochen habe:

„Wie in den Naturwissenschaften überhaupt, so insbesondere auch auf dem Gebiete der Entwicklungslehre wird so viel wissenschaftlich gearbeitet, dafs die Literatur fortwährend im raschen Wachsen begriffen ist, und dafs in wenigen Jahren fast jedes Kapitel geringere oder eingreifendere Veränderungen aufzuweisen hat. Daher sieht sich der Herausgeber, wenn er den Fortschritten seiner Wissenschaft Rechnung tragen will, fast Schritt für Schritt in die Lage gebracht, bald eingreifendere, bald geringere Verbesserungen an dieser oder jener Stelle anzubringen, und dabei wird er angesichts der grofsen, in den verschiedenen Kulturländern jährlich erscheinenden Literatur doch die unangenehme Empfindung nicht los, dafs es ohne einen unverhältnismäfsigen Aufwand von Zeit und Mühe nicht möglich ist, allen auf einzelnen Gebieten erfolgten Fortschritten in gleichem Mafse gerecht zu werden."

Die zweite Schwierigkeit fand ich darin, bei dem Bestreben, die erste Aufgabe zu erfüllen, zugleich auch den Charakter eines Lehrbuchs für Studierende zu wahren. In dieser Hinsicht aber hatte ich den Eindruck, dafs bei den im Laufe der Jahre notwendig gewordenen Veränderungen und Zusätzen auch manches Nebensächliche in das Lehrbuch mit aufgenommen, und dafs besonders sein Umfang über das für den Anfänger erwünschte Mafs hinausgewachsen war. So reifte allmählich im Einvernehmen mit dem Herrn Verleger der Entschlufs, den angeführten Schwierigkeiten zu begegnen, indem ich die nicht gut zu verbindenden zwei Aufgaben voneinander löste durch getrennte Darstellung in zwei Lehrbüchern, von denen das eine mehr auf die Interessen der Studierenden und Ärzte, das andere mehr für die Anforderungen eines schon tiefer in den Gegenstand eingedrungenen Leserkreises berechnet ist.

Von diesen Motiven geleitet, werde ich von jetzt ab neben dem älteren, zurzeit in sechster (1902 in siebenter) Auflage vorliegenden Lehrbuch noch die „Elemente" herausgeben, welche zur Einführung in das Gebiet der Entwicklungslehre dienen und nur ihre Haupttatsachen in kürzerer Form zur Darstellung bringen sollen. Dank dem Entgegenkommen des Herrn Verlegers ist es mir trotz des von ihm festgesetzten niedrigen Preises für das Lehrbuch möglich gewesen, es mit einer reichen Auswahl von 332 Figuren (deren Zahl in der zweiten Auflage auf 373 gestiegen ist) auszustatten, welche das Verständnis der Entwicklungsprozesse sehr wesentlich erleichtern werden. Jedem Kapitel ist eine knapp zusammengefafste Übersicht des Inhalts gewissermafsen in Form einzelner Thesen beigefügt worden, so dafs sie als eine Art Repetitorium dem Studierenden förderlich und daher willkommen sein werden.

Und so gebe ich in das neue Jahrhundert den an seiner Schwelle jetzt erscheinenden „Elementen" den Wunsch mit auf den Weg, dafs sie das Licht entwicklungsgeschichtlicher Erkenntnis in immer weitere Kreise hineintragen mögen.

Berlin, Oktober 1899.

Oskar Hertwig.

Inhalt.

Erster Hauptteil.

Die Anfangsprozesse der Entwicklung und die embryonalen Eihüllen.

Erstes Kapitel.

Zweites Kapitel.

Drittes Kapitel.

Viertes Kapitel.

Fünftes Kapitel.

Sechstes Kapitel.

Erster Hauptteil.

Die Anfangsprozesse der Entwicklung und die embryonalen Eihüllen.

Erstes Kapitel.

Die Natur von Ei- und Samenzelle.

Im 17. und 18. Jahrhundert herrschten noch die unklarsten Vorstellungen über das Wesen des tierischen Entwicklungsprozesses. Von den religiösen Dogmen ihrer Zeit unwillkürlich beeinflufst, waren die bedeutendsten Anatomen und Physiologen mit wenigen Ausnahmen der Ansicht, dafs der Keim oder der erste Jugendzustand eines Organismus nichts anderes als ein aufserordentlich verkleinertes Miniaturbild vom späteren ausgebildeten Zustand darstelle. Im Ei sollten schon am Anfang seiner Entwicklung alle Organe wie im erwachsenen Geschöpf in derselben Zahl, Lage und Verbindung, nur in einem aufserordentlich viel kleineren Zustand vorhanden sein. Da es nun aber mit den Vergröfserungsgläsern, welche schon damals als Instrumente der Forschung in Gebrauch gekommen waren, nicht möglich war, die zahlreichen vorausgesetzten Organe im Ei am Anfang seiner Entwicklung zu sehen und nachzuweisen, nahm man zu der Hypothese seine Zuflucht, dafs die einzelnen Teile, wie Nervensystem, Knochen, Drüsen etc., in den ersten Stadien der Entwicklung nicht nur aufserordentlich klein, sondern dabei auch vollkommen durchsichtig seien. Demnach würde der Entwicklungsprozefs nichts anderes sein, als ein Auswachsen des schon vorhandenen Miniaturgeschöpfes zu seinem unendlich vergröfserten Ebenbilde, etwa in ähnlicher Weise, wie das neugeborene Kind, bei dem ja schon alle Organe vorhanden sind, durch ihre Vergröfserung heranwächst. Dabei sollten die gröfser werdenden Teile auch allmählich ihre Durchsichtigkeit verlieren.

Um sich den Vorgang verständlicher zu machen, wies man als erläuterndes Beispiel auf die Entstehung einer Pflanzenblüte aus ihrer Knospe hin. Wie in einer kleinen Knospe von den grünen, noch fest zusammengeschlossenen Hüllblättern doch bereits alle Blütenteile wie die Staubfäden und die gefärbten Kelchblätter eingehüllt werden, wie

diese Teile im Verborgenen wachsen und sich dann plötzlich zur Blüte entfalten, so sollten, meinte man, auch in der Tierentwicklung die bereits vorhandenen, aber unendlich kleinen und durchsichtigen Organe wachsen, sich allmählich enthüllen und unserem Auge erkennbar werden. Auch die Entstehung eines Schmetterlings aus der Puppe pflegte man zum Beweis heranzuziehen.

In der Geschichte der Wissenschaften wurde die eben skizzierte Auffassung vom Wesen des Entwicklungsprozesses als die Theorie der Evolution oder der Entfaltung bezeichnet. In den letzten Dezennien ist hierfür der Name „Präformationstheorie“ mehr in Aufnahme gekommen. Denn im Gegensatz zu dem, was wir jetzt vom Entwicklungsprozefs kennen gelernt haben, ist ja das Eigentümliche der alten Lehre die Annahme, dafs im Keim schon alle späteren Organe und Bestandteile von Anfang an in ihrem späteren Zustand vorgebildet oder präformiert sind. Das Neuentstehen oder Werden ursprünglich nicht vorhandener Organe, was wir jetzt mit dem Begriff der Entwicklung eines Organismus als etwas Selbstverständliches verbinden, wurde von den Anhängern der Präformationstheorie geleugnet. „Es gibt kein Werden“, heifst es in den Elementen der Physiologie von Haller. „Kein Teil im Tierkörper ist vor dem anderen gemacht worden, und alle sind zugleich erschaffen.“ Die alten Naturforscher wollten bei ihrer Auffassung der Entwicklungslehre gerade das nicht anerkennen, was uns bei diesem Studium am meisten anzieht und interessiert, das Entstehen einer komplizierteren Organisation aus einer einfacheren, die Umwandlungen oder Metamorphosen, denen die Organe, indem sie sich komplizieren, nach bestimmten, feststehenden Entwicklungsgesetzen unterliegen.

Das Dogmatische und Irrige in der Präformationstheorie zuerst scharf angegriffen und den Grund für den grofsartigen Aufschwung, welchen die Entwicklungslehre in unserem Jahrhundert genommen hat, gelegt zu haben, ist das unsterbliche Verdienst von Caspar Friedrich Wolff. Noch ein jugendlicher Forscher, stellte er in seiner Doktordissertation 1759 der Theorie der Präformation die Theorie der Epigenesis entgegen, welche, eine Zeitlang von den ersten Autoritäten heftig befehdet, sich in unserem Jahrhundert die allgemeine Anerkennung durch die Wucht der Tatsachen errungen hat. Nach der Theorie der Epigenesis ist der Keim eine einfache, noch nicht aus Organen zusammengesetzte Substanz, welche sich erst im Laufe des Entwicklungsprozesses vermöge der ihr eigentümlichen Kräfte (Nisus formativus) nach und nach organisiert und vom Einfacheren zum Komplizierteren umwandelt.

Ihre Hauptstütze hat die Theorie der Epigenesis in unserem Jahrhundert durch die Zellenlehre erhalten, welche, ebenso wie für die Anatomie und Physiologie, auch für die Entwicklungslehre ein festes Fundament der Forschung geliefert hat. Durch sie wissen wir, dafs, wie die höheren Organismen Vereinigungen zahlreicher Zellen, ebenso auch die Keime neuer Organismen nichts anderes als Zellen sind, welche sich zu gewissen Zeiten aus dem Verbande mit den übrigen loslösen, selbständig werden und unter geeigneten Bedingungen wieder zum Ausgangspunkt für einen neuen vielzelligen Organismus ihrer Art werden. Daher können Ei und Samenfaden selbstverständlicherweise nicht den Bau des Organismus haben, von welchem sie sich als selbständig werdende Elementarteile ablösen, weil dieser ja aus vielen

Zellen zusammengesetzt ist, die in dieser und jener Weise differenziert und zu besonderen Organen verknüpft sind.

Mit der Zellennatur von Ei und Samenfaden und mit ihren besonderen Eigenschaften haben wir uns daher zunächst bekannt zu machen.

1. Die Eizelle.

Das noch nicht in die Entwicklung eingetretene Ei (Fig. 1) ist die weitaus gröfste Zelle des tierischen Körpers, welche bei manchen Tierarten ganz gewaltige Dimensionen erreicht und die anderen Zellen des Körpers um das Millionenfache an Gewicht und Umfang übertrifft. Aber auch in letzterem Falle sind an ihm im wesentlichen nur dieselben Bestandteile wie an einer gewöhnlichen anderen Zelle zu unterscheiden: der Zelleninhalt, der Zellenkern oder Nucleus und die Zellenmembran. Diese Bestandteile hat man zu einer Zeit, wo man die Zellennatur des Eies noch nicht erkannt hatte, mit besonderen, auch jetzt gebräuchlichen Namen belegt. Den Zelleninhalt bezeichnete man als Eidotter oder Vitellus, den Kern als das Keimbläschen (Vesicula germinativa, PURKINJE), die in ihm eingeschlossenen Kernkörperchen oder Nucleolen als Keimflecke (Maculae germinativae, WAGNER), die Zellenmembran endlich als Dotterhaut oder Membrana vitellina.

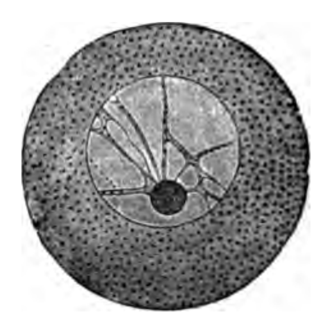


Fig. 1. **Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms** (etwa 300 mal vergröfsert). Das grofse Keimbläschen zeigt in einem Netzwerk von Fäden, dem Kernnetz, einen Keimfleck oder Nucleolus.

Der Dotter oder Vitellus läfst, gleich wie der Inhalt vieler Zellen, wieder zwei verschiedene Substanzen unterscheiden, 1) das eigentliche Protoplasma, jene eigentümliche, aus Proteïnkörpern aufgebaute Substanz, in welcher sich die Lebensprozesse in erster Reihe abspielen, und 2) das Deutoplasma (VAN BENEDEN) oder Paraplasma (KUPFFER). Mit diesem Namen werden chemische Stoffe zusammengefafst, welche vom Protoplasma meist deutlich optisch unterschieden und in Form kleinerer oder gröfserer Körner, Schollen, Plättchen, Kugeln, Kristalle etc. in die protoplasmatische Grundsubstanz eingelagert sind (Fig. 2 u. 3). Sie können aus Fetten, aus Albuminaten oder aus Gemischen von beiden bestehen und stellen in physiologischer Hinsicht Reservestoffe dar, welche als Nährmaterial beim Entwicklungsprozefs allmählich aufgebraucht werden.

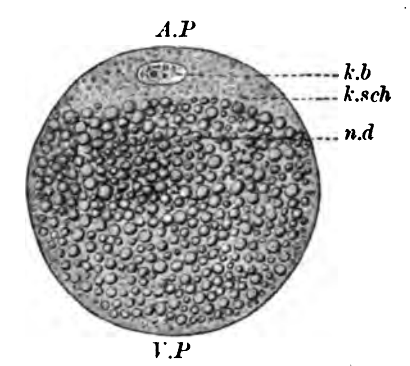


Fig. 2. **Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter.** Der Bildungsdotter bildet am animalen Pole *A.P* eine Keimscheibe *k.sch*, in welcher das Keimbläschen *k.b* eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter *n.d* füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (*V.P*) zu aus.

Wenn die einzelnen Deutoplasmakörner eine beträchtlichere Gröfse erreichen und sehr reichlich in das Ei abgelagert sind, so kann sehr häufig das Protoplasma durch sie ganz verdeckt werden. Es füllt dann die kleinen Lücken zwischen den dicht zusammengedrängten Dotterkugeln, Dotterplättchen, Fetttropfen etc. wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerks aus und erscheint auf dem Durchschnitt nur als ein zartes Netzwerk, in dessen kleineren und gröfseren Maschen die Einschlüsse liegen. Nur an der Oberfläche des Eies ist stets das Protoplasma als eine mehr oder weniger dicke, zusammenhängende Rindenschicht vorhanden.

Das Deutoplasma ist es besonders, welches durch seine massenhafte Ablagerung die oben erwähnte, zuweilen so riesige Gröfse der Eizelle hervorruft und ihr im Unterschied zu allen übrigen Zellen des Körpers ein charakteristisches Gepräge verleiht. Denn die Eizelle, welche bei ihrer Entstehung im Eierstock klein und von anderen Zellen kaum zu unterscheiden ist, bereitet sich gewissermafsen auf ihre zukünftige Aufgabe frühzeitig dadurch vor, dafs sie aus dem Blutkreislauf nährende Substanzen über ihren augenblicklichen Bedarf an sich zieht und als Reservestoffe in ihrem Protoplasma aufspeichert. In den einzelnen Tierklassen geschieht es in sehr ungleichem Mafse, bei Vögeln und Reptilien z. B. viel mehr als bei den Säugetieren. Wenn dann später nach der Befruchtung die Eizelle ihre Entwicklung beginnt, werden die in fester Form abgelagerten Reservestoffe allmählich bei den Stoffwechselprozessen, die im Protoplasma vor sich gehen, in lösliche Modifikationen übergeführt und zur Ernährung und zum Wachstum der aktiven Zellenbestandteile, des Protoplasma und des Kerns verwandt. So kann der sich entwickelnde Embryo zu einer Zeit, wo er noch nicht von aufsen feste Substanzen als Nahrung aufnehmen kann, sich von den als mütterliche Mitgift im Dotter aufgespeicherten Reservestoffen ernähren und sie für seinen Stoff- und Kraftwechsel verwerten.

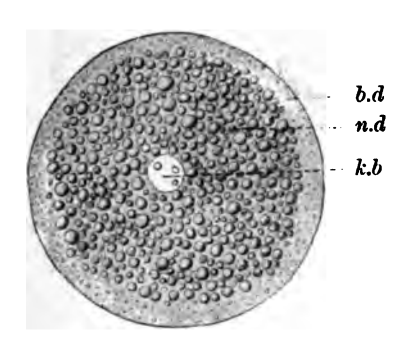


Fig. 3. **Schema eines Eies mit mittelständigem Nahrungsdotter.** Das Keimbläschen *k.b* nimmt die Mitte des Nahrungsdotters (*n.d*) ein, welcher von einem Mantel von Bildungsdotter (*b.d*) eingehüllt wird.

Das Keimbläschen (Fig. 1—4 *k.b*) zeigt gewöhnlich eine dem Umfang des Eies entsprechende Gröfse, ist daher das gröfste Kerngebilde des tierischen Körpers und kann zuweilen, wie in den Eiern der Fische, Amphibien und Reptilien, solche Dimensionen erreichen, dafs es schon mit unbewaffnetem Auge erkannt und beim Zerzupfen des Eies mit Nadeln für sich isoliert werden kann. Man unterscheidet an ihm 1) eine flüssige Grundsubstanz als Kernsaft, 2) die Kernmembran, durch welche die mit Saft erfüllte Höhle gegen den Dotter abgegrenzt wird, 3) ein den Kernsaft durchsetzendes Netzwerk von feinen Fäden, die aus einer dem Protoplasma ähnlichen Substanz, dem Linin, bestehen, 4) das Chromatin, eine der wichtigsten und charakteristischsten Substanzen des Kerns, welche sich durch ihre Eigenschaft, gewisse Farbstoffe wie Karmin, Hämatoxylin, basische Anilinfarben, an sich zu ziehen, auszeichnet und in Form feiner Körnchen und Fäden

meist auf dem Lininnetz abgelagert ist, 5) die Nucleoli oder Keimflecke, gröfsere kuglige oder lappige Körper einer Proteïnsubstanz, welche sich ähnlich wie das Chromatin mit Farbstoffen verbindet. Ihre Anzahl ist je nach der Gröfse des Keimbläschens und je nach der Tierart eine sehr verschiedene. Während kleinere Keimbläschen kleiner Eier, z. B. der Säugetiere, gewöhnlich nur einen einzigen Keimfleck besitzen, kann ihre Anzahl sich in anderen Fällen auf 100 und mehr belaufen (Fig. 4), z. B. in den sehr grofsen Keimbläschen der Fische, Amphibien und Reptilien.

Bei vielen Tieren wird das Ei nur von einer feinen Hülle, der oben erwähnten Dotterhaut (Membrana vitellina) umgeben, welche einer Zellenmembran entspricht und vom Protoplasma des Eies zum Schutz nach aufsen abgeschieden wird. In anderen Fällen gesellen sich jedoch zur Membrana vitellina noch andere Hüllen, zuweilen in gröfserer Anzahl, hinzu. Sie werden am zweckmäfsigsten nach ihrer Entstehungsweise in zwei Gruppen eingeteilt, 1) in die primären Hüllen, welche von der Eizelle selbst oder den sie umgebenden Follikelzellen gebildet werden, und 2) in die sekundären Hüllen, welche häufig noch um das Ei, nachdem es aus dem Eierstock ausgetreten ist, von der Wandung der Ausführwege des Geschlechtsapparates ausgeschieden werden.



Fig. 4. **Keimbläschen eines 0,8 mm grofsen Eies** von Triton nach Carnoy und Lebrun. Das Ei zeigt die Kernmembran, viele Keimflecke, aus Linin und Chromatin gebildete Fäden, die vielfach geschlängelt und wegen ihres Aussehens mit einer Flaschenbürste verglichen worden sind. Ein Stück eines Fadens ist links oben stärker vergröfsert.

Im Tierreich bieten die Eier der zahllosen Tierarten bald geringere, bald sehr auffällige Unterschiede voneinander dar, so dafs ein guter Kenner von einer ihm vorgelegten Eiart imstande sein würde, anzugeben, welcher Spezies sie angehört. Aufserordentlich verschieden ist in den einzelnen Klassen und Ordnungen ihre Gröfse. Während die Eier bei den Säugetieren mit unbewaffnetem Auge kaum noch als kleine Pünktchen wahrgenommen werden können, erreichen sie bei den Vögeln im Vergleich hierzu ganz gewaltige Dimensionen, wie im Eidotter des Huhnes oder gar eines Straufsen. Auch ihre Form zeigt Verschiedenheiten; am häufigsten ist sie vollkommen kuglig (Fig. 1 u. 5), zuweilen aber auch oval oder zylindrisch. — Viele Verschiedenheiten können ferner die Hüllen darbieten in ihrer Zahl, in chemischer Beschaffenheit, in Konsistenz und Färbung; desgleichen die Keimbläschen nach ihrer Gröfse und Lage im Dotter und nach der charakteristischen Anordnung ihrer oben unterschiedenen Bestandteile. Besonders wichtig aber sind für den Embryologen die Verschiedenheiten, welche in den einzelnen Tierklassen der Dotter

darbietet nach der Menge, der Beschaffenheit und der Verteilung der in ihm abgelagerten Reservestoffe. Denn wie sich später zeigen wird, üben sie einen tiefgreifenden Einflufs auf den Verlauf der an die Befruchtung sich anschliefsenden Entwicklungsprozesse aus und bedingen nach den einzelnen Tierklassen verschiedene Arten des Furchungsprozesses, der Keimblätterbildung und der Gestaltung der Embryonal-

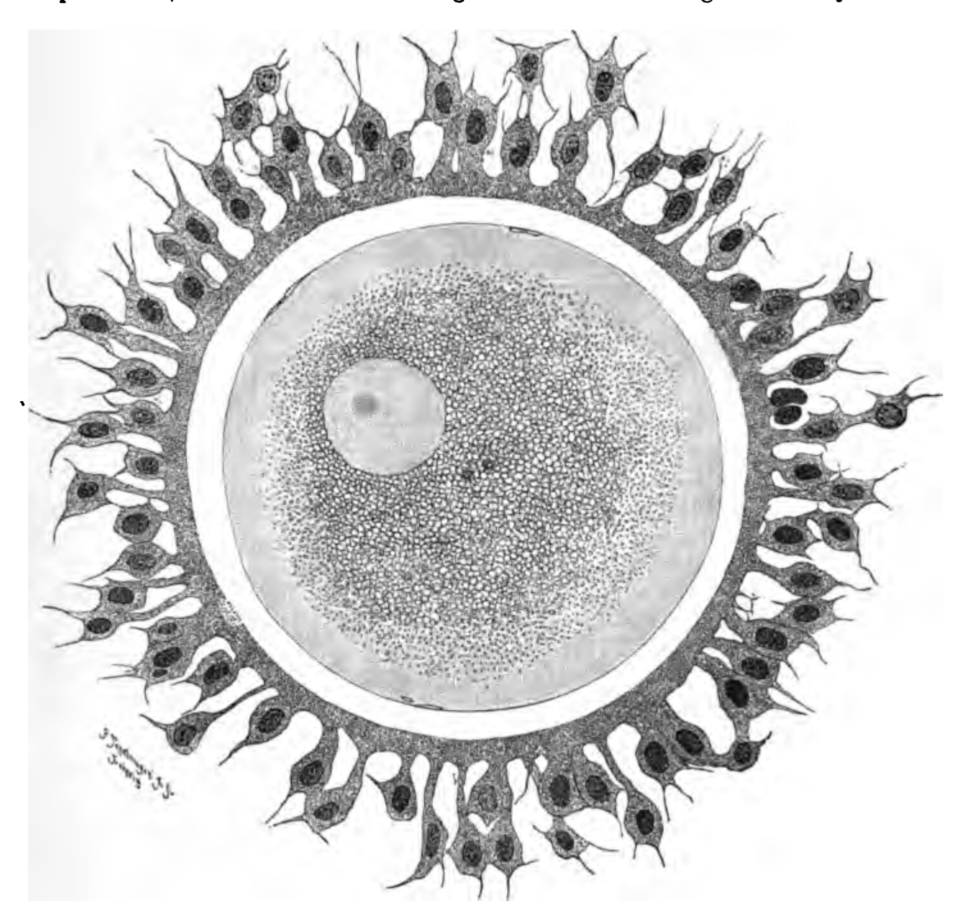


Fig. 5. **Nahezu reifes Ei vom Menschen, frisch dem noch lebenswarmen Eierstock entnommen.** Aufsen das Follikelepithel, darunter die helle Zona pellucida, dann folgt eine Rindenschicht von Protoplasma, die nach innen in reicher mit Deutoplasma ausgestattetes Protoplasma übergeht. Links oben Keimbläschen mit Keimfleck. Nach WALDEYER. 500 : 1.

hüllen. Daher sei die folgende Auseinandersetzung gleich von vornherein der Beachtung und dem sorgsamen Studium des Lesers ganz besonders empfohlen.

Je nach der Art und Weise, wie Protoplasma und Deutoplasma (Reservestoffe) im Eiraum verteilt sind, ergeben sich drei sehr wichtige Modifikationen, auf Grund deren sich die Eier in drei Gruppen einteilen und als alecithale, telolecithale und centrolecithale unterscheiden lassen.

a) Alecithale oder dotterarme Eier (Fig. 5).

Die Eier dieser Gruppe enthalten nur wenige Reservestoffe, die mehr oder minder gleichmäfsig im Eiraum verteilt sind; infolgedessen sind sie auch entsprechend klein und zuweilen mit unbewaffnetem Auge überhaupt nicht mehr wahrzunehmen. Unter den Wirbeltieren kommen aufser beim Amphioxus nur bei den Säugetieren und dem Menschen derartige dotterarme Eier vor, deren Durchmesser hier im Durchschnitt nur 0,2 mm, beim Menschen sogar nur 0,17 mm beträgt. Infolge ihrer Kleinheit sind sie verhältnismäfsig spät, erst im Jahre 1827, durch Carl Ernst v. Baer entdeckt worden, nachdem man vorher in einem übrigens leicht begreiflichen Irrtum die viel gröfseren Graafschen Bläschen des Eierstocks, in welchen die viel kleineren wahren Eier erst eingeschlossen sind, für die letzteren selbst gehalten hatte. (Man vergleiche das spätere Kapitel über die Entwicklung des Eierstocks.) Das kleine Keimbläschen (Fig. 5) besitzt einen einzigen grofsen Keimfleck. Um den Dotter, der bei manchen Säugetieren trotz der Kleinheit des Eies infolge stark glänzender, fetthaltiger Reservestoffe sehr trübe, bei anderen dagegen, wie beim Menschen, ganz durchsichtig ist, liegt eine ziemlich dicke Hülle, die Zona pellucida herum; da sie noch innerhalb des Eierstocks von den Follikelzellen des Graafschen Bläschens ausgeschieden wird, mufs sie zu den oben unterschiedenen primären Eihüllen gerechnet werden. Bei starker Vergröfserung erscheint sie fein radiär gestreift; sie wird nämlich von zahlreichen Porenkanälchen durchsetzt, in welche, solange das Ei im Graafschen Bläschen verweilt, feinste Fortsätze der Follikelzellen, wahrscheinlich zum Zweck der Ernährung und des Wachstums des Dotters, eindringen und mit dem Eiplasma verschmelzen. Daher bleiben auch nach der Entleerung des Eies aus dem geplatzten Graafschen Bläschen an der Oberfläche seiner Zona pellucida noch längere Zeit 2—3 Lagen von Follikelzellen haften und werden, da sie mit ihren Längsdurchmessern in radiärer Richtung um das Ei herum angeordnet sind, als seine Corona radiata bezeichnet.

b) Telolecithale oder dotterreiche, polar differenzierte Eier (Fig. 2).

In der zweiten Gruppe haben wir es mit gröfseren, zuweilen sogar mit gewaltig grofsen Eiern zu tun, deren Umfang durch massenhafte Aufspeicherung von Reservestoffen hervorgerufen ist. Dabei ist ihre Ablagerung im Eiraum eine ungleichmäfsige der Art, dafs in der einen Hälfte der Eikugel sich mehr Deutoplasma, in der anderen dagegen mehr Protoplasma vorfindet. Da nun dieses im allgemeinen wasserreicher ist und ein geringeres spezifisches Gewicht besitzt als die in ihm eingelagerten, aus festerer Substanz bestehenden Reservestoffe, suchen derartig organisierte Eier stets eine ganz bestimmte Ruhelage im Raume einzunehmen. Die schwerere Kugelhälfte, welche man gewöhnlich wegen ihres gröfseren Gehaltes an Dottereinschlüssen die vegetative nennt, wird nach abwärts, die leichtere Hälfte, welche auch die animale heifst, nach oben gekehrt. Eine Linie, welche die Mittelpunkte der vegetativen und der animalen Kugelhälften verbindet und sich immer lotrecht einstellt, wird als Eiachse, ihre beiden Endpunkte werden als animaler und vegetativer Pol des Eies voneinander unterschieden. Der Schwerpunkt eines solchen Eies

liegt nicht mehr zentral, sondern ist nach dem vegetativen Pol zu verschoben. Daher ist die Bezeichnung polar differenzierte oder telolecithale Eier, d. h. Eier, bei denen die Dottereinschlüsse nach den beiden Polen zu in ungleicher Weise verteilt sind, ganz passend gewählt.

Es ist zweckmäfsig, unter ihnen noch einmal eine Einteilung in zwei Untergruppen vorzunehmen, je nachdem der Unterschied zwischen animalem und vegetativem Eipol weniger oder schärfer ausgeprägt ist.

Zu der ersten Abteilung gehören die Eier der Amphibien, der Cyklostomen, der Ganoiden. Das Froschei z. B. läfst die polare Differenzierung seines Inhaltes nur daran erkennen, dafs in der vegetativen Hälfte die fettglänzenden Dotterplättchen gröfser und sehr dicht zusammengeprefst sind, während sie nach dem animalen Pol zu kleiner werden, weiter auseinanderliegen und daher von reichlicherem Protoplasma eingehüllt sind. Infolgedessen bieten auch beide Hälften in ihrem spezifischen Gewicht geringe Unterschiede dar, was sich geltend macht, wenn die Froscheier in das Wasser gebracht werden. Denn dann kehrt sich regelmäfsig — besonders rasch einige Zeit nach der Befruchtung — die animale Hälfte, als die leichtere, nach oben. Übrigens sind animale und vegetative Hälfte beim Froschei auch schon durch ein äufserliches Merkmal leicht voneinander zu unterscheiden, da die erstere durch Pigmentkörnchen, die in der oberflächlichsten Protoplasmarinde reichlich abgelagert sind, braun bis tiefschwarz gefärbt ist, während die letztere infolge fehlender (Rana esculenta) oder schwächer ausgeprägter Pigmentierung (Rana fusca) hellgelb oder grau aussieht. Aufser der bereits im Follikel gebildeten, ziemlich breiten Zona radiata erhält das Froschei während seiner Wanderung durch den Eileiter noch eine sekundäre Hülle, eine dicke, von Drüsenzellen des Eileiters ausgeschiedene, klebrige, im Wasser aufserordentlich quellende Gallertschicht.

Die Eier der Amphibien etc. bilden gewissermafsen einen Übergang von den dotterarmen (alecithalen) Eiern mit gleichmäfsig verteilten Reservestoffen zu der zweiten Unterabteilung unserer zweiten Gruppe, zu den Eiern der Selachier und Teleostier, der Reptilien und Vögel. Die polare Differenzierung (Fig. 2) ist hier dadurch noch eine schärfere geworden, dafs die Umgebung des animalen Poles überhaupt keine gröberen Dotterkörner als Einschlüsse mehr enthält und somit fast nur aus reinem Protoplasma besteht, in welches auch das Keimbläschen (*k.b*) zu liegen kommt. Nach dem Vorgang von Reichert hat man den protoplasmatischen, meist sehr kleinen Bezirk des Eies (*k.sch*) als den Bildungsdotter (Vitellus formativus) und den übrigen, aufserordentlich viel voluminöseren Teil als den Nahrungsdotter (Vitellus nutritivus, *n.d*) bezeichnet. Die Namengebung ist eine recht zutreffende, wie namentlich der weitere Verlauf der Entwicklung lehren wird. Es bleiben nämlich, wie hier im voraus gleich angedeutet werden mag, die Veränderungen, welche wir später als Furchungsprozefs kennen lernen werden, nur auf den Bildungsdotter beschränkt; er allein wird in Zellen zerlegt und liefert das Material zum Aufbau des Embryo, während der Nahrungsdotter an diesen Entwicklungsprozessen selbst nicht teil nimmt, sondern nur allmählich verflüssigt und zur Ernährung des Embryo aufgebraucht wird.

Der vom Bildungsdotter erfüllte Bezirk heifst wegen seiner Form gewöhnlich auch die Keimscheibe (Fig. 2 *k.sch* u. Fig. 6). Sie ist wegen ihres geringeren spezifischen Gewichts in jeder Lage des Eies stets nach oben gekehrt: sie breitet sich auf dem Nahrungsdotter gleichsam wie ein Öltropfen auf dem Wasser aus.

Als Beispiel eines polar differenzierten Eies mit Keimscheibe sei auf das Hühnerei, welches von jeher zu embryologischen Untersuchungen mit Vorliebe benutzt worden ist, noch etwas genauer eingegangen.

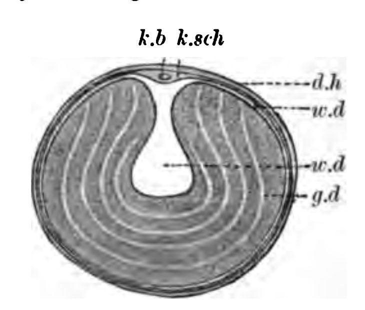


Fig. 6. **Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock.** *k.sch* Keimscheibe, *k.b* Keimbläschen, *w.d* weifser Dotter, *g.d* gelber Dotter, *d.h* Dotterhaut.

Man mufs die Eizelle des Huhnes oder irgend eines anderen Vogels, um ein richtiges Bild von ihrer Beschaffenheit zu gewinnen, noch im Eierstock aufsuchen in dem Augenblicke, wo sie ihr Wachstum vollendet hat und im Begriff steht, sich aus dem Follikel abzulösen. Man lernt dann, dafs sich in dem traubenförmigen Eierstock nur der kuglige Eidotter, das sogenannte Gelbei, entwickelt, welches für sich eine aufserordentlich grofse Zelle darstellt (Fig. 6). Das „Gelbei“ wird von einem dünnen, aber ziemlich festen Häutchen, der Dotterhaut (*d.h*), eingeschlossen, deren Verletzung ein Ausfliefsen des weichen, breiigen Inhalts zur Folge hat. An letzterem wird man bei genauerer Untersuchung einen kleinen, weifslichen Fleck, die Keimscheibe (*k.sch*) (Discus proligerus, auch Hahnentritt oder Narbe, Cicatricula, genannt), entdecken. Die Keimscheibe ist an der Eikugel stets nach oben gekehrt, da sie aus der leichteren Substanz,

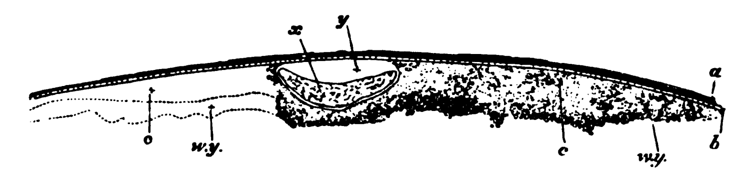


Fig. 7. **Durchschnitt der Keimscheibe eines noch in der Kapsel eingeschlossenen reifen Eierstockseies,** nach Balfour. *a* Bindegewebskapsel des Eies; *b* Epithel der Kapsel, an dessen Innenseite auf dem Ei die Dotterhaut liegt; *c* körnige Substanz der Keimscheibe; *w.y* weifser Dotter, der unmerklich in die feinkörnige Substanz der Keimscheibe übergeht; *x* das von einer deutlichen Membran umgebene, aber geschrumpfte Keimbläschen; *y* ursprünglich vom Keimbläschen eingenommener, durch seine Schrumpfung leer gewordener Raum.

aus Bildungsdotter besteht, einem feinkörnigen Protoplasma mit kleinen Dotterkügelchen, an welchem sich der Furchungsprozefs allein vollzieht. Sie liegt also immer am animalen Pol unmittelbar unter der Dotterhaut und hat etwa einen Durchmesser von 3 bis 4 mm. In der abgeplatteten Keimscheibe findet sich auch das Keimbläschen (Fig. 6 *k.b* und Fig. 7 *x*), welches gleichfalls etwas abgeplattet und linsenförmig ist.

Die übrige Hauptmasse der Eizelle ist der Nahrungsdotter; er setzt sich aus zahllosen Dotterkügelchen zusammen, die durch geringe Spuren von Protoplasma, wie durch einen Kitt, verbunden werden.

Über seine feinere Struktur erhält man Aufschlufs durch dünne Durchschnitte, welche senkrecht zur Keimscheibe durch die gehärtete Dotterkugel anzufertigen sind. Man kann dann nach Verschiedenheiten der Färbung und der elementaren Zusammensetzung den weifsen und den gelben Nahrungsdotter unterscheiden (Fig. 6). Der weifse Dotter (*w.d*) ist nur in spärlicher Menge in der Eizelle vorhanden und stellt einen dünnen Überzug auf der ganzen Oberfläche, die weifse Dotterrinde, her; zweitens sammelt er sich unter der Keimscheibe, für welche er gleichsam ein Bett oder Polster bildet (PANDERscher Kern), in etwas gröfserer Menge an und

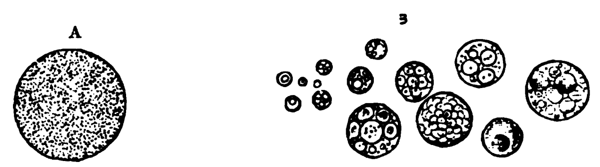


Fig. 8. **Dotterelemente aus dem Ei des Huhns,** nach BALFOUR. *A* Gelber Dotter. *B* Weifser Dotter.

dringt drittens von hier aus in Form eines Zapfens in den gelben Dotter bis zum Zentrum der Kugel vor, wo er kolbenartig anschwillt (Latebra, PURKINJE). Beim Kochen des Eies gerinnt er weniger und bleibt weicher als der gelbe Dotter (*gd*). Dieser läfst in geronnenem Zustand auf dem Durchschnitt eine Schichtung erkennen, indem er sich aus zahlreichen Kugelschalen zusammensetzt, die um die Latebra herumgelegt sind. Auch in der Beschaffenheit ihrer

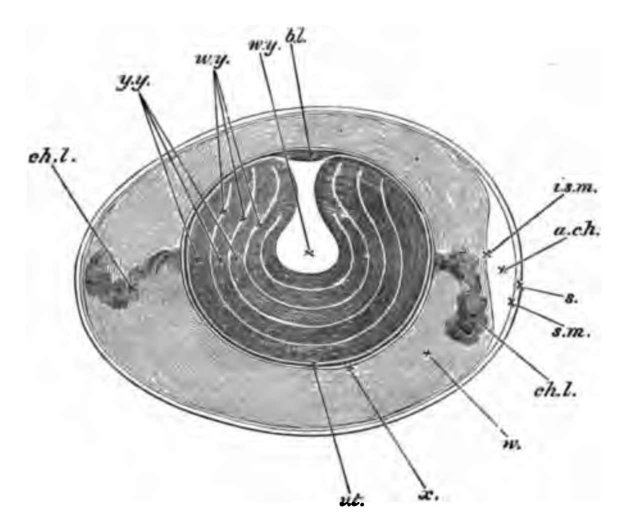


Fig. 9. **Schematischer Längsschnitt eines unbebrüteten Hühnereies.** (Nach ALLEN THOMSON, etwas verändert.) *b.l.* Keimscheibe, *w.y.* weifser Dotter; derselbe besteht aus einer zentralen, flaschenförmigen Masse und einer Anzahl konzentrisch den gelben Dotter *y.y.* umgebender Schichten; *v.t.* Dotterhaut; *x.* etwas flüssige Eiweifsschicht, welche den Dotter unmittelbar umgibt; *w.* Eiweifs, aus abwechselnd dichteren und flüssigeren Lagen zusammengesetzt; *ch.l.* Chalazen (Hagelschnüre); *a.ch.* Luftkammer am stumpfen Ende des Eies; sie ist einfach ein Zwischenraum zwischen den beiden Schichten der Schalenhaut; *i.s.m.* innere, *s.m.* äufsere Schicht der Schalenhaut; *s.* Schale.

elementaren Teilchen sind beide Dotterarten voneinander verschieden. Der gelbe Dotter besteht aus weichen, dehnbaren Kügelchen (Fig. 8 *A*) von 25 bis 100 μ Gröfse, die durch zahlreiche, feinste Körnchen ein punktiertes Aussehen erhalten. Die Elemente des weifsen Dotters sind meist kleiner (Fig. 8 *B*), ebenfalls kuglig, schliefsen aber ein oder mehrere gröfsere, stark lichtbrechende Körner ein. An der Grenze zwischen beiden Dotterarten kommen Kügelchen vor, die einen Übergang vermitteln.

Von dem so beschaffenen Eierstocksei unterscheidet sich das nach aufsen abgelegte Hühnerei (Fig. 9) in seinem Aussehen. Dies rührt daher, dafs um den Eidotter, wenn er sich aus dem Ovarium ablöst und von dem Ausführweg des weiblichen Geschlechtsapparates oder dem Eileiter aufgenommen wird, von den Wandungen des letzteren mehrere sekundäre Umhüllungen, das Eiweifs oder Albumen, die Schalenhaut und die Kalkschale, abgelagert werden. Jeder der drei Teile wird in einem besonderen Abschnitt des Eileiters der Henne gebildet. Der Eileiter zerfällt nämlich in vier Abschnitte: 1) in einen engen, flimmernden Anfangsteil, in welchen die aus dem Eierstock ausgetretene Eizelle aufgenommen wird, um von den daselbst angesammelten Samenfäden befruchtet zu werden; 2) in einen mit Längsfalten bedeckten, drüsigen Abschnitt, von welchem das Eiweifs sezerniert und in dicker Schicht um den Dotter ausgebreitet wird; 3) in einen etwas ausgeweiteten, mit kleinen Zotten bedeckten Teil, dessen Zellen Kalksalze ausscheiden und so die Bildung der Kalkschale veranlassen, 4) in einen engeren und kurzen Abschnitt, durch welchen das Ei bei der Ablage, ohne weiter verändert zu werden, rasch hindurchtritt.

Die vom Eileiter nacheinander gelieferten Umhüllungen haben folgende Beschaffenheit:

Das Eiweifs oder Albumen (*w.*) stellt ein Gemisch mehrerer Stoffe dar; es enthält nach chemischen Analysen 12 % Eiweifsstoffe, 1,5 % Fett und andere Extraktivstoffe, 0,5 % Salze (Chlorkalium, Chlornatrium, Sulphate und Phosphate), 86 % Wasser. Es umgibt in mehreren Schichten von wechselnder Konsistenz den Dotter. Eine ihm ziemlich dicht auflagernde Schicht ist fester und noch deswegen besonders bemerkenswert, weil sie sich in zwei eigentümliche und aus sehr dichter Eiweifssubstanz bestehende, spiralisch aufgerollte Stränge (*ch.l*), die Hagelschnüre oder Chalazen, fortsetzt, welche sich durch das Albumen hindurch zu dem stumpfen und zu dem spitzen Pole des Eies begeben.

Das Eiweifs wird nach aufsen von der dünnen, aber festen, aus verfilzten Fasern zusammengesetzten Schalenhaut (*s.m*) (Membrana testae) eingeschlossen. Diese ist in zwei Lamellen zerlegbar, in eine äufsere, dickere und festere und in eine dünnere, glatte, innere Lamelle. Beide weichen am stumpfen Pole des Eies bald nach seiner Ablage auseinander und schliefsen zwischen sich einen mit Luft gefüllten Hohlraum ein (*a.ch*), die Luftkammer, welche sich während der Bebrütung immer mehr vergröfsert und für die Atmung des sich entwickelnden Hühnchens von Bedeutung ist.

Die Schale endlich oder Testa (*s.*) legt sich an die Schalenhaut dicht an und besteht aus 2 % einer organischen Grundlage, in welche 98 % Kalksalze abgelagert sind. Sie ist porös, von kleinen Kanälchen durchsetzt, durch welche die atmosphärische Luft in das

Innere des Eies eindringen kann. Die Porosität der Kalkschale ist für die normale Entwicklung des Eies ein unbedingtes Erfordernis, da nur bei immer erneuter Sauerstoffzufuhr die Lebensprozesse im Protoplasma sich abspielen können. Man wird in kurzer Zeit den Tod des bebrüteten Eies hervorrufen, wenn man die Porosität der Kalkschale dadurch vernichtet, dafs man sie mit Öl durchtränkt oder mit Firnis die Poren verschliefst.

c) **Centrolecithale oder zentral differenzierte Eier** (Fig. 3).

Beispiele für die dritte Gruppe kommen im Stamme der Wirbeltiere nirgends vor, lassen sich aber in vielen Klassen der Arthropoden, so bei den Insekten, in reicher Auswahl finden. Auch hier ist eine schärfere Sonderung in einen Bildungsdotter (Fig. 3 *b.d*) (Vitellus formativus) und einen Nahrungsdotter (*n.d*) (V. nutritivus) eingetreten, was sich namentlich wieder auf den weiteren Stadien der Entwicklung, wie schon beim Furchungsprozefs, in bedeutsamer Weise geltend macht. Im Gegensatz zu den oben besprochenen polar differenzierten Eiern der Wirbeltiere mit Keimscheibe ist aber hier (Fig. 3) der Bildungsdotter gleichmäfsig an der ganzen Oberfläche des Eies angesammelt und umgibt als eine ringsum geschlossene, gleichmäfsig dicke, feinkörnige Rindenschicht den zentral gelegenen Nahrungsdotter. Das Ei ist also zentral differenziert oder, wie man auch sagen kann, es besitzt anstatt eines polständigen einen mittelständigen Nahrungsdotter.

2. Die Samenfäden (Spermatozoen).

Während die Eier die weitaus gröfsten Zellen des tierischen Körpers sind, die zuweilen ganz riesige Dimensionen erreichen, stellen die männlichen Geschlechtsprodukte im Gegensatz zu ihnen die allerkleinsten Elementarteile dar, die im Tierreich überhaupt beobachtet werden. Infolge ihrer Kleinheit sind sie nur mit stärkeren Vergröfserungen in der Samenflüssigkeit aufzufinden und konnten daher auch erst zu einer Zeit entdeckt werden, in welcher man die Kunst, Vergröfserungsgläser anzufertigen und zu mikroskopischen Untersuchungen zu verwenden, erlernt hatte. Ihre Geschichte beginnt mit dem Jahre 1677, in welchem ein Schüler des berühmten LEEUWENHOEK, der Student HAMM in Leiden, bei mikroskopischer Untersuchung der Samenflüssigkeit in ihr die sich lebhaft bewegenden Fäden sah und diese Beobachtung seinem auf dem Gebiete der Mikroskopie vielbewanderten Lehrer mitteilte, der sie weiter verfolgte und in mehreren Aufsehen erregenden Schriften veröffentlichte. Da die Entdeckung in eine Zeit fiel, in welcher das Dogma der Präformationstheorie (vgl. S. 1) allgemein herrschte, hat sie alsbald zu einer interessanten, wissenschaftlichen Fehde Veranlassung gegeben. Denn mit Rücksicht darauf, dafs bei allen höheren Tieren ein neues Geschöpf nur durch die Vereinigung der Zeugungsstoffe eines männlichen und eines weiblichen Individuums entsteht, konnte jetzt die Frage aufgeworfen werden, ob die Eier, wie man früher glaubte, oder die neuentdeckten Samenfäden die präformierten Miniaturanlagen der Tiere sind. LEEUWENHOEK selbst regte sofort diese Streitfrage an, indem er das letztere behauptete und in dem Ei nichts anderes als ein von der Mutter

geliefertes Nährmaterial erblicken wollte, in welches er bei der Befruchtung einen Samenfaden hineindringen und den geeigneten Boden für sein weiteres Wachstum finden liefs. So entstanden die sich lange Zeit heftig befehdeten Schulen der Animalculisten und der Ovisten. Hierbei verstieg sich die durch Dogmen voreingenommene Phantasie so weit, dafs einzelne Forscher mit starker Vergröfserung an dem Samenfaden die Körperform des späteren Geschöpfes zu erkennen und Kopf, Rumpf, Schwanz und Extremitäten an ihm zu unterscheiden glaubten, ja sogar in wissenschaftlichen Werken die Samenfäden als solche Phantasiegeschöpfe abbildeten. So hat der Holländer HARTSOEKER (1694) ein Schema eines menschlichen Samenfadens entworfen, in dessen vorderen verdickten Teil er einen kleinen menschlichen Embryo mit grofsem Kopf, mit zusammengeschlagenen Armen und Beinen, umhüllt von einer Eihaut, eingezeichnet hat.



Fig. 10. **Schema eines menschlichen Samenfadens**, nach HARTSOEKER.

Als später die durch LEEUWENHOEK hervorgerufene Streitfrage durch die Entdeckung von Eiern, die sich auch ohne Befruchtung auf dem Wege der Parthenogenese entwickeln, zu Gunsten des Eies entschieden schien, blieb man lange Zeit im unklaren darüber, was die fädigen Gebilde im Samen eigentlich sind und was für eine Rolle sie bei der Befruchtung spielen. Noch in den ersten vier Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts hielt man sie allgemein für selbständige parasitische Geschöpfe (Spermatozoa), den Infusorien vergleichbar. Noch in JOH. MÜLLERS Physiologie heifst es: „Ob die Samentierchen parasitische Tiere oder belebte Urteilchen des Tieres, in welchem sie vorkommen, sind, läfst sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten.“

Die Entscheidung wurde durch das physiologische Experiment und besonders durch vergleichende, histologische Untersuchungen des Samens und der Samenentwicklung (Spermatogenese) im Tierreich herbeigeführt. In ersterer Beziehung wurde durch Filtration des Samens (SPALLANZANI) festgestellt, dafs nicht die durch das Filter hindurchgegangene Flüssigkeit, sondern der aus den Samenfäden bestehende Filterrückstand das befruchtende Prinzip enthält. Die Infusoriennatur der Samenfäden aber war widerlegt, als KÖLLIKER zeigte, wie die Samenfäden aus besonderen Zellen des Hodens (der Spermatocyten) durch eigentümliche Umwandlung entstehen. Wie die Eier, besitzen also auch die Samenfäden den Formwert von Zellen; jene sind die weiblichen, diese sind die männlichen Geschlechtszellen. Daher mufs sich auch in der Organisation der Samenfäden ein Teil, welcher dem Zellenkern, und ein Teil, welcher dem Protoplasmakörper entspricht, nachweisen lassen.

Für gewöhnlich sind an den tierischen Samenfäden, welche übrigens für jede Tierart geringe spezifische Unterschiede in ihrer Gröfse und Form darbieten, drei Abschnitte als Kopf, Mittelstück

und Schwanz zu unterscheiden (Fig. 11). Es wird genügen, wenn wir uns hierbei auf die Beschreibung der menschlichen Samenfäden allein beschränken. — Ihre Länge beträgt etwa 0,05 mm. Der vorderste Abschnitt, der Kopf (*Cp.*), hat die Form eines ovalen Plättchens, das nach dem Vorderende zu (*Pf.*) etwas dünner ist. Von der Seite (*A*) gesehen, gewinnt er eine gewisse Ähnlichkeit mit einer plattgedrückten Birne. In chemischer Hinsicht besteht er, wie mikrochemische Reaktionen lehren, aus Chromatin. Der Kopf des Samenfadens entspricht also dem Kern einer Zelle. Bewiesen wird dies durch Untersuchungen, die bei anderen Tieren, namentlich bei Salamandra maculata etc., über die Spermatogenese angestellt worden sind und gelehrt haben, dafs der Kopf des Samenfadens direkt durch allmähliche Umwandlung aus dem Kern der Samenbildungszelle (Spermatide) hervorgeht.

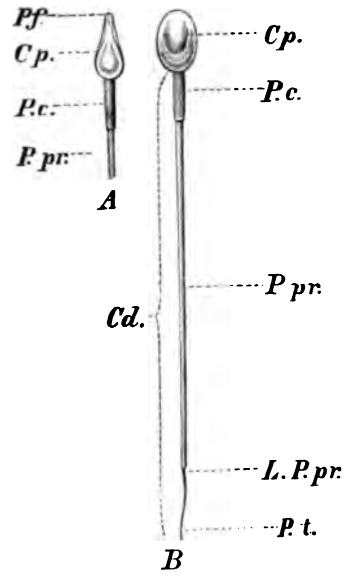


Fig. 11. **Samenfäden vom Menschen,** nach G. Retzius. *A* Profilansicht. *B* Flächenansicht. *Cp.* Kopf, *Pf.* vorderer, dünner Teil desselben (Perforatorium). *Cd.* Schwanz, *Pc.* Verbindungsstück des Schwanzes (Mittelstück). Am Schwanz (*Cd.*) kann man noch unterscheiden ein Hauptstück *P.pr.* und ein Endstück (*P.t.*), die sich an der Stelle *L.P.pr.* gegeneinander absetzen.

Mit dem Kopf verbindet sich durch einen kurzen als Mittel- oder Verbindungsstück (*Pc.*) bezeichneten Teil der lange, fadenartige Anhang (*Cd.*), der protoplasmatischer Natur ist und am besten einer Geifsel verglichen werden kann, da er kontraktile Eigenschaften besitzt und eigentümlich schlängelnde Bewegungen ausführt, vermöge deren sich der Samenfaden mit ziemlicher Geschwindigkeit in der Flüssigkeit vorwärts bewegt. Wenn der Kopf dem Kern, so entsprechen Mittelstück und Schwanz dem Körper einer Zelle; sie entwickeln sich beide aus dem Protoplasma der Spermatide. Von verschiedenen Seiten hat man daher mit Recht die Samenfäden als Flimmer- oder noch besser als Geifselzellen bezeichnet.

Noch einige physiologische Bemerkungen mögen hier Platz finden. Im Vergleich zu anderen Zellen des tierischen Körpers und namentlich im Vergleich zu den Eiern zeichnen sich die Samenfäden durch gröfsere Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit aus, was für das Gelingen des Befruchtungsprozesses in vielen Fällen von Wichtigkeit ist. Nach ihrer Lösung aus dem Zellenverbande verweilen die reifen Samenfäden monatelang im Hoden und Samenleiter, ohne ihre befruchtende Kraft einzubüfsen. Auch in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt, scheinen sie noch längere Zeit, beim Menschen vielleicht einige Wochen lang, lebensfähig zu bleiben. Für mehrere Tiere ist dies mit Bestimmtheit nachweisbar. So ist von den Fledermäusen bekannt, dafs sich der Samen in der Gebärmutter des Weibchens während des ganzen Winters hindurch lebendig erhält, und vom Huhn

weifs man, dafs es noch bis zum 18. Tage nach Entfernung des Hahns befruchtete Eier legen kann.

Äufseren Eingriffen gegenüber erweist sich der Samen sehr viel widerstandskräftiger als die Eizelle, die leicht geschädigt und abgetötet wird. Wenn man z. B. Samen gefrieren läfst und wieder auftaut, kehrt die Bewegung der Samenfäden wieder. Viele Salze, wenn sie nicht in zu starker Konzentration angewandt werden, wirken nicht schädigend. Narkotika in starker Konzentration und bei längerer Einwirkung machen die Fäden bewegungslos, ohne sie aber zunächst abzutöten; denn durch Entfernung des schädigenden Mittels kann man

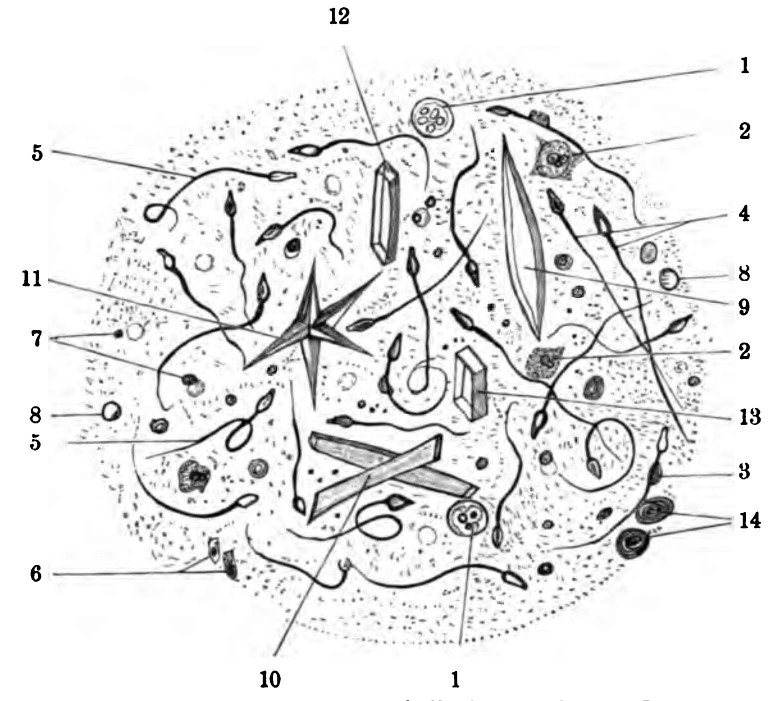


Fig. 12. **Menschliches Ejakulat**, halbschematisch nach WALDEYER. Vergröfserung etwa 300. Die Erklärung siehe im Text.

sie wiederbeleben. Alkalische Lösungen regen in starker Verdünnung die Bewegung der Samenfäden an, Säuren dagegen, auch wenn sie sehr verdünnt sind, führen den Tod herbei. Demgemäfs wächst auch in allen tierischen Flüssigkeiten von alkalischer Reaktion die Lebhaftigkeit der Bewegung, während sie in sauren Lösungen sehr bald erlischt.

Der im Hoden bereitete Samen wird beim Menschen und den Säugetieren bei seinem Durchtritt durch die sehr langen Ableitungswege noch mit den Ausscheidungen des Nebenhodens, der Samenblasen, der Prostata, der COWPERschen Drüsen und der Urethraldrüsen vermischt. Er stellt daher bei der Ejakulation eine aus den verschiedenartigsten Bestandteilen zusammengesetzte Flüssigkeit dar, die auf etwa 90 Proz. Wasser 10 Proz. feste Substanz, Eiweifskörper und Salze enthält. Bei mikroskopischer

Untersuchung läſst er zahlreiche, verschiedene morphologische Elemente erkennen, die für den menschlichen Samen in medizinischer Hinsicht von Bedeutung sind. Man findet im menschlichen Ejakulat (Fig. 12) auſser den Samenfäden (4 u. 5) sehr beständig auftretende, runde, groſse Zellen mit Kernen und kleineren, rundlichen Einschlüssen und ähnliche Elemente ohne Kerne (1,1), die als Hodenzellen bezeichnet werden, dann Lymphocyten (2,2) und zylindrische Zellen (6) mit und ohne Pigmentkörnchen, ferner hyaline, kuglige Körper (8,8), aus der Prostata stammende Lecithinkörper (7,7), mitunter Amyloidkörper derselben Herkunft (14), Spermakristalle verschiedener Form (9, 10, 11, 12, 13) und endlich eine Menge kleiner Granula verschiedener Art: Fettkügelchen, Eiweiſsgranula, freie Pigmentkörnchen.

Die sogenannten Hodenzellen hält WALDEYER für abgestoſsene Epithelien der Harnröhrenschleimhaut. Die Spermakristalle, die von BÖTTCHER entdeckt, auch oft als BÖTTCHERsche Kristalle aufgeführt werden, treten erst im Samen bei seiner Abkühlung und Eintrocknung auf; sie sind das phosphorsaure Salz einer organischen Base, des Spermins, das in der Prostata gebildet wird und zugleich auch Ursache des eigentümlichen Spermageruchs ist.

Repetitorium zu Kapitel I.

Die wichtigsten Ergebnisse des ersten Kapitels fassen wir kurz dahin zusammen:

1) Weibliche und männliche Geschlechtsprodukte sind einfache Zellen.

2) Die Samenfäden sind Geiſselzellen vergleichbar. Sie setzen sich meist aus drei Abschnitten zusammen, aus dem Kopf, dem Mittelstück und dem kontraktilen Faden.

3) Der Samenfaden entwickelt sich aus einer Samenbildungszelle (der Spermatide), und zwar der Kopf aus dem Chromatin (Nucleïn) des Kernes; das Mittelstück und der kontraktile Faden legen sich in dem Protoplasma an.

4) Die Eizelle besteht aus dem Protoplasma und eingelagerten Reservestoffen oder Deutoplasma.

5) Menge und Verteilung der Reservestoffe in der Eizelle sind sehr verschiedenartig und üben den gröſsten Einfluſs auf den Verlauf der ersten Entwicklungsprozesse aus.

a) Die Reservestoffe (Deutoplasma) sind in geringerer Menge und gleichmäſsig im Protoplasma verteilt.
b) Die Reservestoffe sind in gröſserer Masse vorhanden und infolge ungleichmäſsiger Verteilung entweder an einem Pole des Eies oder in seiner Mitte dichter angehäuft. (Polständiges und mittelständiges Deutoplasma.)
c) An den polar differenzierten Eiern unterscheidet man den Pol mit reicherem Gehalt an Reservestoffen als vegetativen, den entgegengesetzten Pol als animalen.
d) Bei polar differenzierten Eiern kann sich das am animalen Pole reichlicher vorhandene Protoplasma als Keimscheibe (B i l d u n g s d o t t e r) schärfer von dem an Deutoplasma reicheren Abschnitt (N a h r u n g s d o t t e r) absetzen. Am Bildungsdotter spielen sich allein die Entwicklungsprozesse ab, während sich der Nahrungsdotter im ganzen passiv verhält.

6) Die Eier kann man nach der Verteilung der Reservestoffe in ihrem Protoplasma in drei Hauptgruppen einteilen, wie folgendes Schema lehrt:

I. Alecithale oder dotterarme Eier mit geringer Menge von gleichmäfsig im Protoplasma verteilten Reservestoffen. (Amphioxus, Säugetiere, Mensch.)

II. Telolecithale oder dotterreiche, polar differenzierte Eier.
   1) Polar differenzierte (telolecithale) Eier, bei denen animale und vegetative Eihälfte allmählich ineinander übergehen. (Cyklostomen, Amphibien.)
   2) Polar differenzierte Eier, die sich von der vorausgehenden Untergruppe dadurch unterscheiden, dafs es bei ihnen noch zu einer schärferen Sonderung in Bildungsdotter (Keimscheibe) und in Nahrungsdotter, in einen bei der Entwicklung aktiven und in einen passiven Teil gekommen ist. (Polar differenzierte Eier mit Keimscheibe; Fische, Reptilien, Vögel.)

III. Centrolecithale oder zentral differenzierte Eier mit mittelständigem Nahrungsdotter (centrolecithal) und oberflächlich ausgebreitetem Bildungsdotter (Keimhaut). (Arthropoden.)

Zweites Kapitel.

Die Reifeerscheinungen von Ei- und Samenzelle und der Befruchtungsprozefs.

1. Die Reifeerscheinungen.

Eier, welche noch ein Keimbläschen besitzen, müssen, ehe sie in den mit der Befruchtung beginnenden Entwicklungsprozefs eintreten können, zuvor noch eine Reihe von Veränderungen durchmachen, welche als die Reifeerscheinungen zusammengefafst werden. Die Reifeerscheinungen spielen sich an dem Keimbläschen ab, führen seinen Untergang herbei und enden mit der Bildung der sogenannten Polzellen. Sie beginnen, wie man an geeigneten lebenden Objekten, an kleinen durchsichtigen Eiern wirbelloser Tiere im Zusammenhang verfolgen kann, damit, dafs das grofse Keimbläschen aus der Mitte des Eies weiter an die Oberfläche heranrückt und ein wenig einschrumpft, indem aus seinem Inhalt Kernsaft in den umgebenden Dotter austritt (Fig. 13 *A*). Die infolgedessen faltig gewordene Kernmembran beginnt sich jetzt aufzulösen; auch der Keimfleck — oder, wo ihrer zahlreichere vorhanden sind, die Keimflecke — zerfallen in kleine Fragmente, die sich nach einiger Zeit ganz der weiteren Beobachtung entziehen. Das Ei ist indessen durch die vollständige

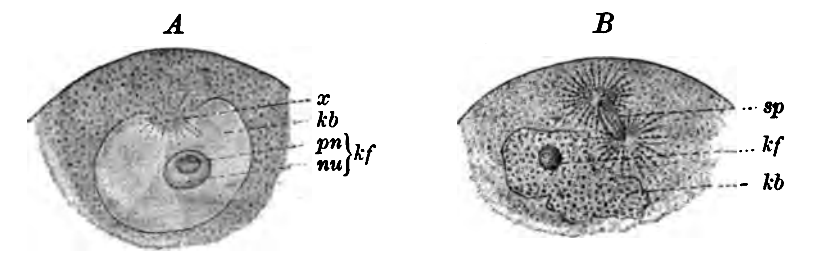


Fig. 13. **Ausschnitte aus Eiern von Asterias glacialis.**
Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens (*kb*). In Figur *A* beginnt dasselbe zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) mit einer Strahlung in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich, aber in zwei Substanzen, Nucleïn (*nu*) und Paranucleïn (*pn*), gesondert.
In Figur *B* ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in kleinen Resten vorhanden, in der Gegend des Protoplasmahöckers der Figur *A* ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

Rückbildung des Keimbläschens keineswegs, wie es den Anschein hat, kernlos geworden; es hat nur eine Umwandlung des Kerns in der Weise, welche überall im Pflanzen- und Tierreich als Vorbereitung zur Zellteilung eintritt, stattgefunden; denn wie man bei geeigneter Behandlung mit Reagentien leicht feststellen kann, ist aus einzelnen Bestandteilen des Keimbläschens (Fig. 13 *B*) während seiner Auflösung eine Kernspindel (*sp*) entstanden, über deren eigentümliche Zusammensetzung das Nähere in Lehrbüchern der Histologie nachzusehen ist.

Die Kernspindel verfolgt hierauf den vom Keimbläschen schon vorher eingeschlagenen Weg noch weiter, bis sie mit ihrer Spitze an die Oberfläche des Dotters anstöfst, wo sie sich mit ihrer Längsachse in die Richtung eines Eiradius einstellt (Fig. 14 *I sp*). Bald kann man an dieser Stelle bei kontinuierlicher Beobachtung des lebenden

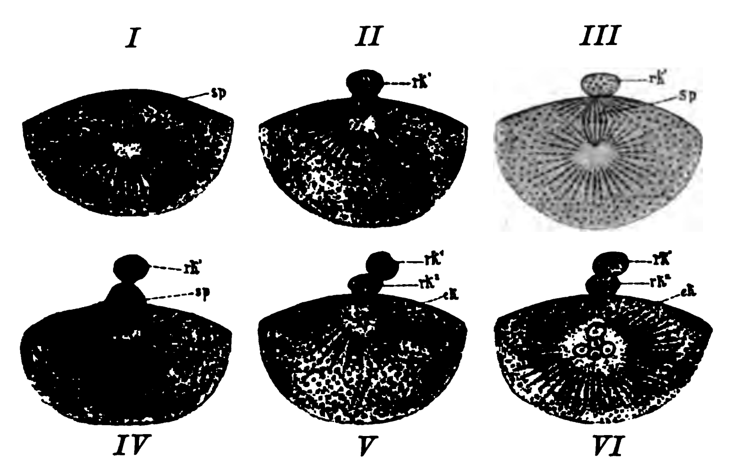


Fig. 14. **Bildung der Polzellen (Richtungskörperchen) bei Asterias glacialis.**
In Fig. *I* ist die Kernspindel *sp* an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. *II* hat sich ein kleiner Hügel (*rk*¹) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. *III* ist der Hügel zu einer Polzelle (*rk*¹) abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel (*sp*) entstanden. In Fig. *IV* wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. *V* zur zweiten Polzelle (*rk*²) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. *VI*.

Eies wahrnehmen, dafs sich an der Dotterrinde ein kleiner Hügel emporwölbt, in welchen die Kernspindel selbst zur Hälfte hineinrückt. Der Hügel schnürt sich darauf (Fig. 14 *II rk*¹) an seiner Basis ein und löst sich mit der Hälfte der Spindel vom Dotter als ein sehr kleines Kügelchen ab, welches den Formwert einer Zelle besitzt, da es aus Protoplasma und Kern besteht und unter den charakteristischen Erscheinungen der Zell- und Kernteilung (Karyokinese) entstanden ist (Fig. 14 *IIIrk*¹). Allerdings unterscheidet sich der hier vorliegende Prozefs von einer gewöhnlichen Zellteilung dadurch, dafs die beiden Teilprodukte von so aufserordentlich ungleicher Gröfse sind. Genauer gesagt, haben wir es also mit jener Modifikation der Teilung zu tun, die als Zellenknospung unterschieden und namentlich im Kreis der niederen Organismen ziemlich häufig beobachtet wird.

2*

Bei der Reife des Eies wiederholt sich nun genau derselbe Vorgang noch einmal. An die erste schliefst sich an derselben Stelle eine zweite Zellenknospung an, nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel wieder zu einer ganzen Spindel (Fig. 14 *III* u. *IV sp*) ergänzt oder umgewandelt hat, ohne zuvor wieder in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns eingetreten zu sein. Somit liegen jetzt auf der Oberfläche des Eies zwei winzige Kügelchen (Fig. 14 *V* rk^1, rk^2), zuweilen auch ihrer drei, wenn, was häufig geschieht, die zuerst gebildete Zellenknospe sich noch einmal in zwei Tochterzellen teilt; sie sind hier oft noch zu einer Zeit, wo das befruchtete Ei bereits in einen Haufen von Zellen zerlegt ist, unverändert nachzuweisen. Schon in der Mitte unseres Jahrhunderts sind sie von Anatomen und Zoologen bei einigen Tierarten entdeckt und als Richtungskörper oder Polzellen (corpuscules polaires) beschrieben worden. Den letzteren Namen haben sie deswegen erhalten, weil sie bei Eiern, an denen ein animaler Pol zu unterscheiden ist, stets an diesem ihren Ursprung nehmen.

Bei der Bildung der zweiten Polzelle ist die eine Hälfte der zweiten Kernspindel in sie mit übergegangen, die andere Hälfte

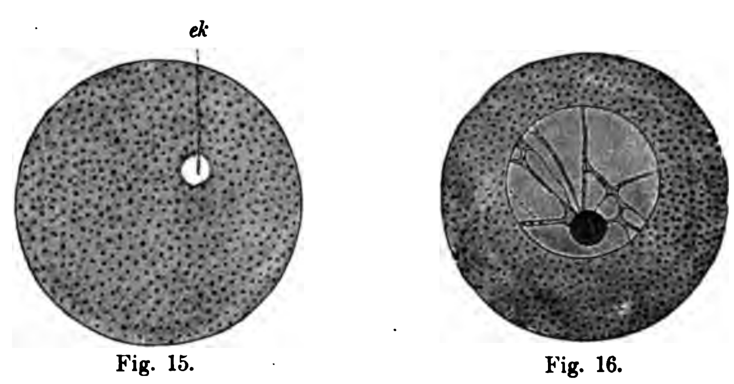


Fig. 15. Fig. 16.

Fig. 15. **Reifes Ei eines Echinoderms.** Es schliefst im Dotter den sehr kleinen homogenen Eikern (*ek*) ein. 300 mal vergröfsert.

Fig. 16. **Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms.** 300 mal vergr.

(*V ek*) ist in der Dotterrinde zurückgeblieben und wandelt sich hier (*VI ek*) in einen sehr kleinen, leicht zu übersehenden, bläschenförmigen Kern um (Fig. 15 *ek*), welchen wir zum Unterschied vom grofsen Keimbläschen als Eikern oder mit einem von VAN BENEDEN herrührenden Namen als weiblichen Vorkern (Pronucleus femelle) bezeichnen wollen. Von seiner Bildungsstelle in der Eirinde wandert er in der Regel bald wieder mehr in die Tiefe des Dotters, zuweilen sogar bis in die Mitte des Eies zurück.

Der Eikern oder weibliche Vorkern darf mit dem Keimbläschen des unreifen Eies nicht verwechselt werden. Man vergleiche die bei derselben Vergröfserung gezeichneten Figuren, das unreife (Fig. 16) und das reife Ei (Fig. 15) eines Echinoderms. Das Keimbläschen ist von sehr ansehnlicher Gröfse, der Eikern verschwindend klein. Am Keimbläschen unterscheidet man eine deutlich entwickelte Kernmembran, ein Kernnetz und einen Keimfleck; der Eikern dagegen sieht im

lebenden Zustand nahezu homogen aus, ist ohne Keimflecke und gegen das Protoplasma durch keine feste Membran abgegrenzt. Ähnliche Unterschiede kehren überall im Tierreich in der Beschaffenheit beider Kerngebilde wieder.

Polzellen werden während der Reife des Eies bei allen Tierarten ohne Ausnahme gebildet. Bei den ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen, die wir darüber besitzen, hat man die wichtige Beobachtung gemacht, dafs parthenogenetische Eier nur eine einzige Polzelle ausstofsen, während bei befruchtungsbedürftigen Eiern deren zwei oder drei nachgewiesen werden, eine Tatsache, deren Erklärung erst später gegeben werden soll.

In bezug auf die Zeit, welche zwischen Eireife und Befruchtung liegt, finden sich Unterschiede zwischen einzelnen Abteilungen des Tierreichs. Während bei einigen die Reifung schon ganz abgeschlossen ist, ehe die Befruchtung erfolgt, fallen bei anderen beide Prozesse mehr oder minder zeitlich zusammen, wie bei den später noch zu besprechenden Nematoden. Bei den Säugetieren und wohl ebenso auch beim Menschen rückt das Keimbläschen, wie Untersuchungen am Kaninchen und an der Maus ergeben haben, schon mehrere Wochen vor dem Platzen des Graafschen Bläschens an die Oberfläche des Eies empor; zur Zeit des Follikelsprungs verschwindet es hier, und es bilden sich an der Stelle, wo es geschwunden ist, bald nach dem Austritt aus dem Ovarium der Eikern und ein oder zwei unter der Zona pellucida gelegene Polzellen aus.

Was haben nun die mit so grofser Konstanz im Tierreich auftretenden Gebilde zu bedeuten? Dafs es wirkliche Zellen sind, wurde schon durch die Art ihrer Entstehung bewiesen. Wir haben jetzt noch weiter hinzuzufügen, dafs sie rudimentär gewordene oder Abortiveier vorstellen. Zu Gunsten solcher Ansicht lassen sich einmal vereinzelte Beobachtungen anführen, dafs bei einzelnen Würmern (Prostheceraeus, Ascaris megalocephala) unter besonderen Umständen die erste Polzelle eine erhebliche Gröfse, fast wie der andere Teil des Eies, erreicht, wie dieser befruchtet wird und sich zu einem wirklichen Embryo entwickelt. Auf diese Weise können in derselben Eischale Zwillinge entstehen. Einen zweiten Beweis liefert ein genauerer Vergleich der bei der Ei- und Samenbildung sich abspielenden Prozesse. Dieselben lassen sich besonders leicht bei den Nematoden, zumal bei Ascaris megalocephala, vergleichend überschauen (Fig. 17 und 18).

Wenn wir das unreife Ei mit Keimbläschen, um es besonders zu charakterisieren, als Eimutterzelle (Ovocyte erster Ordnung) bezeichnen, so können wir ein ihm entsprechendes Gebilde auch in der Spermatogenese als Samenmutterzelle (Spermatocyte erster Ordnung) nachweisen. Die weitere Vergleichung lehrt dann, dafs von der Ei- wie von der Samenmutterzelle unter gleich eigentümlichen Veränderungen des Kerns zuerst zwei Tochterzellen und von diesen wieder vier Enkelzellen abstammen. Bei der Eibildung sind letztere in Gröfse verschieden, sie stellen das reife Ei und die zwei resp. drei winzigen Polzellen dar (Fig. 17 *IV*); bei der Spermatogenese sind alle vier Teilprodukte gleich grofs (Fig. 18 *III B*, *C*), sie heifsen Spermatiden und wandeln sich in vier befruchtungsfähige Samenkörper um.

Im Gegensatz zur Samenbildung, durch welche zahlreiche sehr kleine, bewegliche Zellen geliefert werden (siehe die auf S. 49 ge-

gebene Erklärung des Gegensatzes in der Gröfse zwischen Samenfaden und Ei), kommt es bei der Eibildung darauf an, dafs bei dem die Eireife ausmachenden Teilungsprozefs sich eine Zelle des gesamten Vorrats an Reservestoffen, welche die Mutterzelle ange-

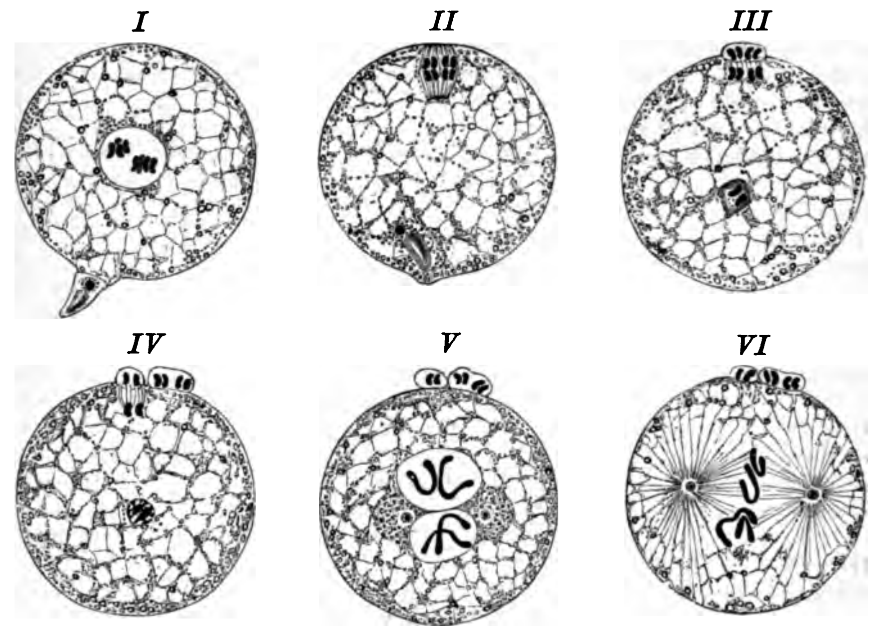


Fig. 17. **Schema für die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala bivalens.**

I Ei mit Keimbläschen (Oocyte erster Ordnung) und einem seiner Oberfläche aufsitzenden Samenkörper. *II* Ei, bei welchem sich aus dem Keimbläschen die erste Polspindel gebildet hat und der Samenkörper in die Oberfläche des Dotters eingedrungen ist. *III* Ei, bei welchem sich die erste Polzelle gebildet hat. *IV* Ei, bei welchem sich die zweite Polzelle abgeschnürt und der Samenkörper bis in die Mitte des Dotters gewandert ist. *V* Ei mit zwei Polzellen, mit Eikern und Samenkern, in welchem sich das Chromatin in je zwei Kernsegmenten angeordnet hat. *VI* Ei, in welchem sich die Kernspindel mit vier Kernsegmenten ausgebildet hat, von welchen zwei vom Eikern, zwei vom Samenkern abstammen.

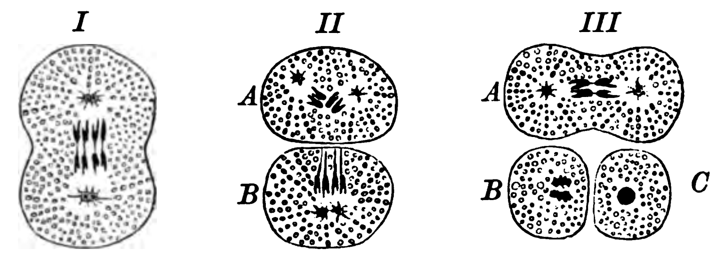


Fig. 18. **Schema für die Entstehung der Samenzellen aus einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens.**

I Teilung der Samenmutterzelle (Spermatocyten erster Ordnung) in zwei Samentochterzellen (Spermatocyten zweiter Ordnung). *II* Die beiden Samentochterzellen (*A* u. *B*) bereiten sich gleich nach der ersten Teilung zu einer zweiten Teilung vor. *III* Die Samentochterzelle *A* teilt sich in zwei Samenenkelzellen (Spermatiden). *B* u. *C* zwei Samenenkelzellen (Spermatiden). Diese werden zu Samenkörpern oder Spermatozoen.

sammelt hat, bemächtigt, auf Kosten der anderen Teilprodukte, welche zu rudimentären Gebilden, zu den Polzellen, werden. [Wer sich für diese wichtigen Prozesse näher interessiert, findet eine eingehendere Darstellung in meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, VII. Aufl., S. 38. Auch vergleiche man die Erklärungen zu Fig. 17 u. 18.]

Der Vorgang, welcher uns durch die gegebene Deutung morphologisch verständlich geworden ist, hat aufserdem noch eine hohe physiologische Bedeutung; er stellt nämlich eine besondere Vorbereitung für den sich anschliefsenden Akt der Befruchtung dar. Man ist hierauf zuerst durch das genaue Studium der Ei- und Samenreife und des Befruchtungsprozesses beim Pferdespulwurm, Ascaris megalocephala, aufmerksam geworden.

Wie bekannt, besteht eine der wichtigsten Veränderungen des Zellenkerns, wenn er aus dem ruhenden Zustand in die Teilung übergeht, darin, dafs sich aus seiner chromatischen Substanz eine für jede Tierart genau bestimmte Zahl von Chromosomen oder Kernsegmenten hervorbildet. Das geschieht nun auch bei der Ei- und Samenreife im Kern der Ei- und der Samenmutterzelle, aber in einer überaus eigentümlichen Weise (Fig. 17 *I* u. Fig. 19 *I*). Nicht nur werden die Kernsegmente schon überaus frühzeitig angelegt, sondern sie treten dabei, was man bei anderen Zellen nie gefunden hat, in Gruppen von je vier vereinigt auf, und zwar wieder in einer für jede Tierart genau festgesetzten Zahl. Die sehr charakteristische Anordnung, welche schon in den verschiedensten Abteilungen des Tierreichs nachgewiesen worden ist, hat den passenden Namen der „Vierergruppe" erhalten. Sie findet ihre Erklärung in den weiteren Vorgängen, durch welche sich die Teilungen bei dem Reifeprozefs der Geschlechtsprodukte von den gewöhnlichen Kernteilungen unterscheiden. Denn bei einer gewöhnlichen Kernteilung wird die Gesamtzahl der Kernsegmente, nachdem eine Längsspaltung in Tochtersegmente vorausgegangen ist, in zwei gleiche Gruppen geteilt, die auseinanderweichen, sich bei der Zerlegung der Zelle auf die beiden Tochterzellen verteilen und die Grundlage für den jetzt folgenden bläschenfömigen Ruhezustand des Kerns bilden. Beim Reifeprozefs dagegen werden die in einer Vierergruppe vereinigten Kernsegmente gleich auf vier Zellen verteilt, von denen jede nur ein Segment erhält. (Vergl. Fig. 17, 18 u. 19 und die dazu gehörigen Figurenerklärungen.) Es geschieht dies durch **zwei** Zellteilungen, die sich unmittelbar aufeinander folgen, ohne dafs zwischen zwei Teilungen der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe übergeht, und ohne dafs dabei eine erneute Spaltung der schon im Keimbläschen vorbereiteten Segmente eintritt. Anstatt halbiert, wie bei der gewöhnlichen Zellenteilung, wird die Zahl der Kernsegmente und die Masse der Kernsubstanz, welche im Ruhekern von Ei- und Samenmutterzelle vor-

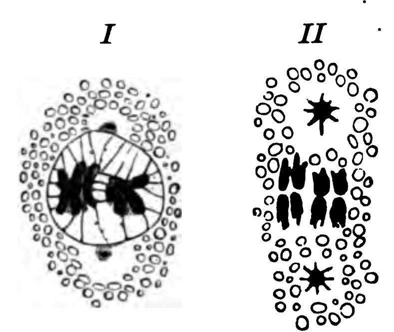


Fig. 19. **Zwei Kerne von Samenmutterzellen von Ascaris megalocephala bivalens** in Vorbereitung zur Teilung. Nach Hertwig.

bereitet ist, infolge der zwei zusammengehörigen Teilungen geviertelt. Eikern und Samenkern besitzen daher nur die halbe Masse des Chromatins (Nucleïns) und die halbe Zahl der Kernsegmente eines Normalkerns, wie er aus einer gewöhnlichen Teilung hervorgeht. Der bei der Reife der Geschlechtsprodukte stattfindende, in seiner Art einzig dastehende Teilungsprozefs kann seinem Wesen nach mit einem von WEISMANN vorgeschlagenen Worte als Reduktionsteilung bezeichnet werden.

Die Reduktion der Chromatinmasse ist, wie wir im folgenden Abschnitt gleich sehen werden, eine Vorbedingung für den Befruchtungsprozefs; sie unterbleibt daher auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, die nur einen Richtungskörper bilden (siehe S. 21).

Genaueres über den fundamentalen Vorgang und andere sich anknüpfende Probleme findet sich: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 7. Aufl., S. 38—44, ferner: Die Zelle und die Gewebe, Bd. I, S. 202 bis 256, 280.

2. Der Befruchtungsprozefs.

Nachdem festgestellt worden war (siehe S. 12, 13), dafs die Samenfäden, wie die Eier, wirkliche Elementarbestandteile des tierischen Körpers sind, konnte man doch lange Zeit nicht über die Rolle, welche sie beim Befruchtungsprozefs spielen, ins klare kommen. Dafs sie sich an die Oberfläche der Eier, mit welchen sie zusammentreffen, in gröfserer Anzahl ansetzen, war leicht zu beobachten; dagegen blieb dunkel, was weiter geschieht. Einige Forscher nahmen an, dafs die Samenfäden schon durch den blofsen Kontakt das Ei befruchten sollen, indem sie Träger eines Stoffes seien, der durch die Dotterhaut hindurchdringe und wie ein Ferment auf den Eiinhalt einwirke. Andere Forscher gaben an, in einigen Fällen Samenfäden im Dotter selbst gesehen zu haben, und glaubten, dafs sie hier zerfielen und durch ihre Vermischung mit dem Ei seine Entwicklung anregten. Klarheit kam in die Befruchtungslehre indessen erst mit dem Jahre 1875, in welchem es mir glückte, durch das Studium eines überaus geeigneten Objektes, nämlich der kleinen durchsichtigen Eier von Echinodermen, den Befruchtungsprozefs sowohl während des Lebens von Anfang bis zu Ende in seinen Einzelheiten zu verfolgen als auch an konserviertem und gefärbtem Material das einzelne dann noch genauer festzustellen. Später ist eine weitere Vertiefung unseres Wissens besonders von ED. VAN BENEDEN durch das Studium von Ascaris megalocephala, einem für den Binnenländer besonders empfehlenswerten, ebenfalls sehr geeigneten Untersuchungsobjekt, herbeigeführt worden.

Als Befruchtungsvorgang bezeichnet man die Vereinigung von Ei- und Samenzelle. Dieselbe kann entweder in den Ausführwegen des weiblichen Geschlechtsapparates, im Eileiter, oder in der Gebärmutter stattfinden, oder sie geht bei vielen Tierarten, die im Wasser leben, aufserhalb des Organismus vor sich, indem Eier vom Weibchen und gleichzeitig Samenfäden vom Männchen ins Wasser entleert werden. Im ersteren Fall spricht man von einer inneren, im letzteren Fall von einer äufseren Befruchtung.

Eine innere Befruchtung kommt bei fast allen Wirbeltieren vor mit Ausnahme der meisten Fische und vieler Amphibien. Bei

dem Menschen und den Säugetieren treffen die beiderlei Geschlechtsprodukte in der Regel wohl im Anfangsteil der Eileiter, in der sogenannten Ampulle, zusammen, desgleichen bei den Vögeln im ersten der vier auf S. 11 unterschiedenen Abschnitte zu einer Zeit, wo der Dotter noch nicht von der Eiweifshülle und der Kalkschale umschlossen worden ist.

Die äufsere Befruchtung ist die einfachere und ursprünglichere; sie findet sich bei vielen im Wasser lebenden wirbellosen Tieren sowie gewöhnlich bei Fischen und Amphibien. Der ganze Vorgang ist hier der Beobachtung viel mehr zugänglich. Denn der Experimentator hat es ja in seiner Hand, die Befruchtung künstlich auszuführen, was schon im 18. Jahrhundert durch SPALLANZANI geschah; er kann so genau den Zeitpunkt bestimmen, in welchem Ei und Samen zusammentreffen sollen. Er braucht nur von einem Weibchen reife Eier in einem Uhrschälchen mit Wasser zu sammeln, desgleichen in einem zweiten Uhrschälchen reifen Samen von einem

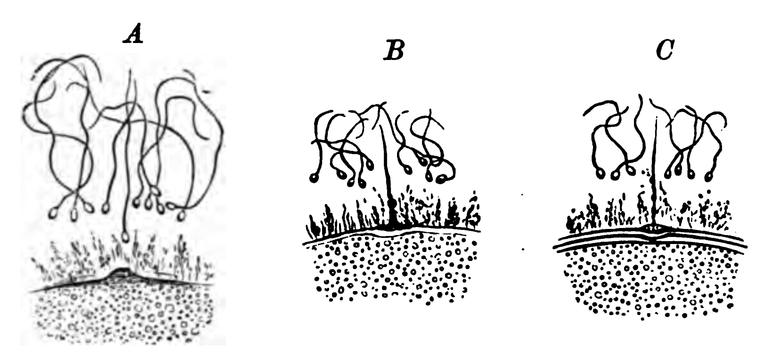


Fig. 20. *A*, *B*, *C* **Kleinere Abschnitte von Eiern von Asterias glacialis.** Nach FOL.

Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In *A* beginnt sich eine Vorragung gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In *B* sind Vorragung und Samenfaden zusammengetroffen. In *C* ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Öffnung gebildet.

Männchen und dann beide in geeigneter Weise zu mischen. In dieser Art wird die künstliche Befruchtung in der Fischzucht für praktische Zwecke ausgeführt.

Für eine wissenschaftliche Untersuchung ist die Auswahl einer geeigneten Tierart von grofser Bedeutung. Wie sich fast von selbst versteht, sind Tiere mit grofsen, undurchsichtigen Eiern nicht zu empfehlen; dagegen sind solche Arten geeignet, deren Eier so klein und durchsichtig sind, dafs man sie unter dem Mikroskop mit den stärksten Vergröfserungen beobachten und jedes Fleckchen dabei durchmustern kann. Solche ganz vorzüglichen Untersuchungsobjekte sind nun gerade die oben erwähnten Eier von den meisten der im Meere lebenden Echinodermen, daher wir sie auch zum Ausgangspunkt bei der Beschreibung des Befruchtungsprozesses wählen wollen.

Das reife Ei der Echinodermen ist schon früher (S. 3) beschrieben worden. Die sehr kleinen Samenfäden (Fig. 20 u. 21 *A*) bestehen, wie bei den meisten Tieren, 1) aus einem, einer Spitzkugel ähnlich aussehenden Kopf, der das Chromatin enthält, 2) aus einem kleinen,

darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals, und 3) aus einem feinen, kontraktilen Faden.

Wenn in einem Tropfen Meerwasser auf dem Objektträger beiderlei Geschlechtsprodukte zusammengebracht werden, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallerthülle eines Eies an; von diesen befruchtet aber normalerweise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eioberfläche genähert hat. Wo er mit der Spitze seines Kopfes an diese anstöſst, erhebt sich das hyaline Protoplasma, welches die Eirinde bildet, zu einem kleinen Höcker, dem **Empfängnishügel** (Fig. 20 *A* u. *B*, Fig. 21 *B* u. *C*). Hier bohrt sich der Kopf, getrieben von den pendelnden Bewegungen des Fadens, in das Ei hinein. Gleichzeitig löst sich während des Einbohrens des Samenfadens eine feine Membran (Fig. 20 *C*) von der ganzen Oberfläche des Dotters, vom Empfängnishügel beginnend, ringsum ab und wird durch einen immer gröſser werdenden Zwischenraum getrennt. Der Zwischenraum entsteht wahrscheinlich dadurch, daſs sich infolge der Befruchtung das Eiplasma zusammenzieht und Flüssigkeit (wohl den nach dem Schwund des Keimbläschens verteilten Kernsaft) nach auſsen preſst. Für den Befruchtungsakt hat die Entstehung einer Dotterhaut insofern eine groſse Bedeutung, als sie ein Eindringen anderer männlicher Elemente unmöglich macht. Von den anderen in der Gallerthülle hin und her schwingenden Samenfäden gelangt jetzt kein einziger mehr in das befruchtete Ei hinein.

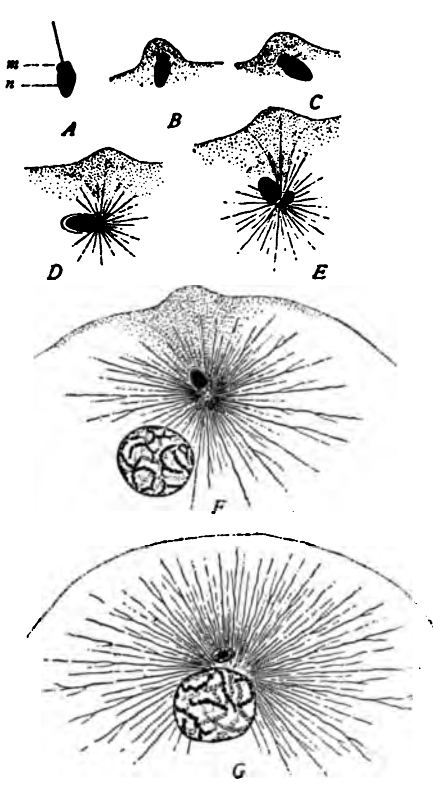


Fig. 21. **Befruchtung des Eies von Strongylocentrotus lividus** (nach Wilson). *A—E* Vergr. 1200, *F*, *G* Vergr. 600. *A* Spermatozoon. *n* Kopf. *m* Mittelstück, Schwanzfaden nur zum Teil abgebildet. *B—E* Oberflächliche Eirinde mit eingedrungenem Spermatozoon, welches eine Drehung um 180° erfährt und um dessen Mittelstück sich Strahlung entwickelt. *F*, *G* Allmähliche Annäherung und Vereinigung von Spermakern und Eikern, Zunahme der Strahlung.

Der äuſseren Kopulation der beiden Zellen schlieſsen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als **innerer Befruchtungsakt** zusammengefaſst werden können. Der Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Wahrnehmung, der Kopf aber dringt langsam weiter in den Dotter hinein (Fig. 21 *B—F*) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit allmählich zu einem kleinen Bläschen an (Fig. 21 *G*, Fig. 22, 23 *sk*), das man, da sein wesentlicher Bestandteil das Chromatin des Samen-

fadenkopfes ist, kurzweg als **Samenkern** bezeichnen kann, wie er sich denn auch in Karmin etc. sehr intensiv färben läfst. Unmittelbar vor ihm, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 21 *E* u. *F*), ist noch ein viel kleineres Körperchen, welches sich aufserordentlich schwer sichtbar machen läfst, nachgewiesen worden. Auf die Stelle, wo es im Ei liegt, wird die Aufmerksamkeit des Beobachters am meisten dadurch gelenkt, dafs sich der Dotter in radiären Bahnen anzuordnen beginnt (Fig. 21—23) und eine allmählich immer schärfer ausgeprägte und auf gröfsere Entfernung hin ausgedehnte Strahlenfigur (einen Stern) bildet. Das Körperchen leitet sich von dem Mittelstück des Samenfadens ab und hat, wie von Boveri zuerst klargestellt worden ist, beim Befruchtungsprozefs die Aufgabe zu erfüllen, die beiden Centrosomen für die erste Teilspindel des Eies zu liefern. Es

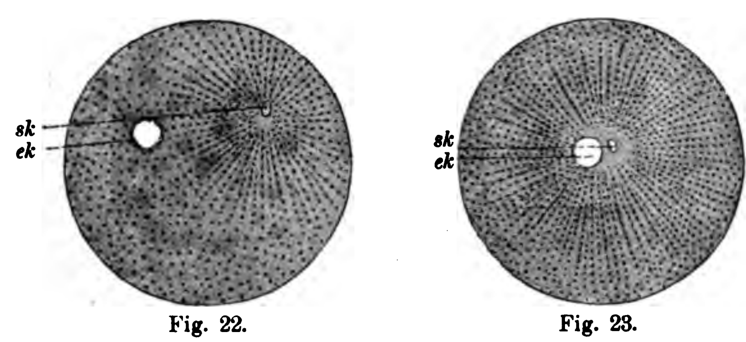


Fig. 22. Fig. 23.

Fig. 22. **Befruchtetes Ei eines Seeigels.** Nach Hertwig.
Der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*ek*) entgegengerückt.

Fig. 23. **Befruchtetes Ei eines Seeigels.** Nach Hertwig.
Der Samenkern *sk* und der Eikern *ek* sind nahe zusammengerückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

kann daher als Centrosoma des Samenkerns oder Spermacentrum (Fol) bezeichnet werden. Dafs es bald nach der Befruchtung von der Oberfläche des Eies weiter entfernt ist als der Samenkern, erklärt sich daraus, dafs unmittelbar, nachdem der Samenfaden sich mit seiner Spitze in die Eirinde eingebohrt hat (Fig. 21 *B*—*F*), sich sein Kopf und Mittelstück zu drehen beginnen; infolgedessen kommt das Mittelstück oder das Spermacentrosom mehr nach dem Mittelpunkt des Eies zu liegen.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 22 u. 23 u. 21 *F*, *G*). Ei- und Samenkern ziehen sich gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen; der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung und das in ihm eingeschlossene Zentralkörperchen stets voranschreiten, verändert rascher seinen Ort, langsamer der Eikern (*ek*). Bald treffen sich beide in der Mitte des Eies und werden hier zunächst von einem körnchenfreien Protoplasmahof und nach aufsen von diesem von einer gemeinsamen Strahlung eingeschlossen (Sonnenstadium und Aureola von Fol). Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern untereinander zum einfachen Keim- oder Furchungskern; erst legen sie sich

dicht aneinander, platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab und verlieren dann ihre Abgrenzung gegeneinander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz noch längere Zeit als eine abgesonderte, in Farbstoffen sich dunkler imbibierende Chromatinmasse zu erkennen. Gleich nach der Vereinigung der beiden Kerne beginnt sich das in ihrer unmittelbaren Nähe liegende Spermazentrum in die Länge zu strecken und sich in zwei kleinste Körperchen zu teilen, welche auseinanderrücken und, eingehüllt in je eine Protoplasmastrahlung, zu den Centrosomen der sich jetzt ausbildenden Kernteilungsfigur werden.

Unsere Kenntnis der Befruchtung ist durch eine sehr wichtige Beobachtung van Benedens am Pferdespulwurm noch wesentlich gefördert worden, daher ein paar Worte darüber wohl am Platze sind.

Die Eier von Ascaris megalocephala gehören zu den Objekten, welche nach einer vorausgegangenen Begattung im Inneren des Uterus befruchtet werden (S. 24), und bei denen ferner der Prozefs der Eireife mit der Befruchtung zeitlich zusammenfällt (Fig. 17) Die reifen Samenkörper (Fig. 24) weichen in hohem Grade von der Gestalt ab, welche sie gewöhnlich im Tierreich haben; denn sie gleichen einem Kegel, einer Spitzkugel, oder einem Fingerhute und bestehen 1) aus einem körnigen Protoplasma, das hier sogar einige Dotterkonkremente (*f*) einschliefst, und 2) aus einem kleinen, kugeligen Körper von Kernsubstanz (*k*), welcher an der Basis (*b*) des Kegels in das Protoplasma eingebettet ist. Durch Ausstrecken kurzer breiter Fortsätze an ihrer Basis können sie amöboide Bewegungen ausführen und sich an die Oberfläche der anfangs membranlosen Eier ansetzen (Fig. 17 *I*). Wo die Berührung mit dem Ei zuerst stattfindet, bildet sich auch hier wieder wie bei den Echinodermen ein besonderer Empfängnishügel aus. An diesem schiebt sich der Samenkörper, ohne dabei seine Gestalt auffällig zu verändern, langsam tiefer in den Dotter hinein (Fig. 17 *II*), bis er von ihm allseitig eingeschlossen ist. Gleichzeitig wird von der Eirinde eine feine Membran ausgeschieden. Jetzt erst spielen sich am Keimbläschen die Reifeprozesse ab und werden die Polzellen gebildet (Fig. 17 *III*–*IV*). Die Veränderungen schliefsen auch hier wieder damit ab, dafs aus der im Ei zurückbleibenden Hälfte der zweiten Kernspindel ein weiblicher Vorkern und aus der Chromatinkugel des eingedrungenen Samenkörpers, während sein Protoplasma allmählich zerfällt und mit dem Dotter des Eies vermischt wird, der Samenkern gebildet wird (Fig. 17 *IV* u. *V*). Beide Kerne treffen sich in der Mitte des Eies, ohne indessen miteinander zu verschmelzen. Eine längere Ruhepause folgt jetzt. Wenn hierauf die Vorbereitung zur ersten Teilung des Eies beginnt, so wandelt sich das Chromatin im Ei- wie im Samenkern, während beide noch voneinander getrennt sind, in einen feinen, vielfach gewundenen Faden um. Dann wird der Kernfaden in zwei gleich grofse Schleifen, in die Kernsegmente (Chromosomen), abgeteilt (Fig. 17 *V*). Zu beiden Seiten des Kernpaares treten zwei Centrosomen auf, welche wahrscheinlich durch Teilung vom Centrosom des Samenkerns abstammen. Nach einiger Zeit ver-

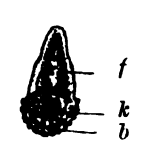


Fig. 24. Samenkörper von Ascaris megalocephala nach Van Beneden.
k Kern. *b* Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt. *f* Fettglänzende Substanz.

lieren Ei- und Samenkern ihre Abgrenzung gegen den Dotter, in welchen die so frei gewordenen zwei Paar Kernsegmente unmittelbar zu liegen kommen und sich in der bekannten Weise auf der Oberfläche und in der Mitte der sich jetzt gleichfalls deutlicher sondernden Spindelfasern anordnen (Fig. 17 *VI*).

Aus diesen Vorgängen sowie mehreren, schon früher beschriebenen Tatsachen können wir vier wichtige Ergebnisse ziehen.

1) Ei- und Samenkern besitzen die gleiche Masse von Chromatin, welche in jedem auf eine gleiche Zahl von Kernsegmenten verteilt ist.

2) Beide Kerne ergänzen sich infolge ihrer Vereinigung bei der Befruchtung wieder zu einem Vollkerne, nachdem zuvor bei der Reife von Ei- und Samenzelle die Masse des Chromatins und die Zahl der Kernsegmente in jeder auf die Hälfte eines Normal- oder Vollkerns reduziert worden ist. Oder in anderen Worten ausgedrückt: Durch die Bildung zweier Polzellen beim unreifen Ei und durch die zweimalige, ohne dazwischentretende Ruhepause erfolgende Teilung der Samenmutterzellen wird in einfachster Weise verhindert, dafs durch die im Befruchtungsakt erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summierung der Chromatinmasse und der Kernsegmente auf das Doppelte des für die betreffende Tierart geltenden Normalmafses herbeigeführt wird.

3) Parthenogenetische Eier erfahren keine Reduktion der Kernsubstanz, da bei ihnen die Bildung der zweiten Polzelle unterbleibt (S. 21), sie bedürfen daher der Befruchtung nicht.

4) Die Kernsegmente der ersten Teilspindel eines befruchteten Eies stammen zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Samenkern ab, sie können daher als männliche und als weibliche unterschieden werden. Da nun im weiteren Verlaufe hier wie auch sonst bei der Kernteilung die vier Segmente sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Centrosomen zu auseinanderweichen, bilden sich zwei Gruppen von vier Tochterschleifen, von denen zwei männlicher und zwei weiblicher Herkunft sind. Jede Gruppe wandelt sich dann in den ruhenden Kern der Tochterzelle um. Damit ist der unumstöfsliche Beweis geführt, dafs jedem Tochterkern in jeder Eihälfte, die durch den ersten Furchungsprozefs entsteht (s. Kapitel 3), genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.

Repetitorium zu Kapitel II.

1) Das Keimbläschen rückt allmählich bei der Reifung an den animalen Pol des Eies empor und geht hierbei eine rückschreitende Metamorphose ein (Rückbildung der Kernmembran und des Fadennetzes, Vermischung des Kernsaftes mit dem Protoplasma).

2) Aus Bestandteilen des Keimbläschens (Kernsegmenten etc.) entwickelt sich eine Kernspindel (Polspindel oder Richtungsspindel).

3) Bei der Bildung der Polspindel ordnen sich die Chromosomen des Keimbläschens in charakteristischer Weise in „Vierergruppen“ an.

4) An der Stelle, wo die Spindel mit ihrem einen Ende an die Oberfläche des Dotters anstöfst, bilden sich durch einen sich zweimal wiederholenden Knospungsprozefs zwei Polzellen (Richtungskörper) aus.

5) Beim zweiten Knospungsprozeſs bleibt die Hälfte der Kernspindel in der Dotterrinde zurück und wandelt sich in den Eikern um. Das Ei ist reif.

6) Während der Bildung der Polzellen werden die vier Chromosomen jeder Vierergruppe so verteilt, daſs jede der drei Polzellen und das reife Ei ein Chromosom einer Vierergruppe erhält.

7) Beim Reifeprozeſs wird die chromatische Substanz des Keimbläschens geviertelt (Reduktionsteilung), anstatt wie bei einer gewöhnlichen Zellteilung halbiert zu werden.

8) Das reife Ei besitzt nur die Hälfte der chromatischen Substanz eines Normalkerns zur Zeit des bläschenförmigen Ruhezustandes.

9) Bei Eiern, die sich parthenogenetisch entwickeln (Arthropoden), wird gewöhnlich nur e i n e P o l z e l l e gebildet.

10) Entsprechende Veränderungen, wie an der Eizelle, gehen an der Samenzelle bei der Spermatogenese vor sich, wie besonders deutlich bei Ascaris megalocephala nachzuweisen ist.

11) Der Eireife läſst sich eine Samenreife gegenüberstellen.

12) Bei der Befruchtung dringt in ein gesundes Ei nur ein einziger Samenfaden ein (Bildung eines Empfängnishügels, Abhebung der Dotterhaut).

13) Der Kopf des Samenfadens verändert sich zu dem Samenkern. Das sogenannte Mittelstück wird zum Centrosom (Spermazentrum), um welches sich die benachbarten Protoplasmateilchen in radiärer Richtung anordnen.

14) Ei- und Samenkern wandern aufeinander zu und verschmelzen in der Regel unmittelbar zu dem Furchungskern; bei vielen Objekten erhalten sie sich längere Zeit getrennt nebeneinander, um sich erst später zusammen in die Furchungsspindel umzuwandeln.

15) Ei- und Samenkern besitzen die gleiche Menge chromatischer Substanz, welche auf eine bei jeder Tierart genau bestimmte Anzahl von Chromosomen verteilt ist (Zahlengesetz der Chromosomen).

16) Die infolge des Reifeprozesses in ihrer chromatischen Substanz reduzierten Kerne oder Halbkerne werden durch ihre Vereinigung bei der Befruchtung wieder zu Vollkernen.

17) Der Reifeprozeſs läſst sich daher als eine Vorbereitung für die nachfolgende Befruchtung bezeichnen.

18) Die Befruchtung des Eies findet bei einem Teil der Tiere erst nach vollständigem Ablauf der Eireife statt, bei einem anderen Teil dagegen wird sie schon bei dem ersten Eintritt der Eireife eingeleitet, so daſs beide Erscheinungsreihen ineinandergreifen.

19) B e f r u c h t u n g s t h e o r i e. Die Befruchtung beruht auf der Kopulation zweier Zellkerne, die von einer männlichen und einer weiblichen Zelle abstammen.

Drittes Kapitel.

Der Furchungsprozefs bis zur Bildung der Keimblase.

Sofort nach der Befruchtung beginnt gewöhnlich die Eizelle, wenn sie sich sonst unter geeigneten Bedingungen befindet, in die Entwicklung einzutreten (Fig. 25); sie vermehrt sich durch Teilung in 2, 4, 8, 16, 32, 64 Tochterzellen und so fort in geometrischer Progression, bis ein kugliger Haufen vieler, immer kleiner werdender Teilstücke entstanden ist. Die auf die Befruchtung folgende Vermehrung des Eies in Embryonalzellen nennt man gewöhnlich anstatt Teilungsprozefs,

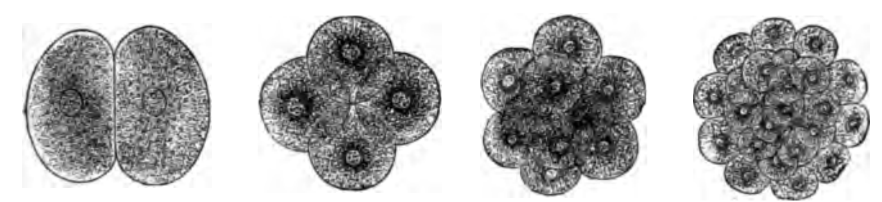
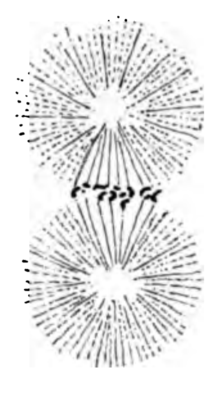


Fig. 25. Verschiedene Stadien des Furchungsprozesses nach Gegenbaur.

was die richtigere Bezeichnung wäre, mit einem Namen, der von den ersten Entdeckern des Vorganges, Prévost und Dumas, herrührt, den Furchungsprozefs. Die beiden französischen Forscher, welche die Entwicklung des Froscheies bei Lupenvergröfserung untersuchten, glaubten nämlich, dafs infolge der Einwirkung der Samenflüssigkeit seine Oberfläche durch immer zahlreicher werdende Furchen in gröfsere und kleinere Bezirke zerlegt werde. Dafs die Furchen sich in die Tiefe fortsetzen und die ganze Eisubstanz in Stücke trennen, dafs diese Stücke Zellen sind, und dafs daher die ganze Anfangsperiode der Entwicklung in einer Vermehrung der einfachen Eizelle in immer zahlreicher werdende Tochterzellen besteht, wurde erst sehr allmählich infolge umfangreicherer Beobachtungen und unter dem Einflufs der sich später Bahn brechenden Zellentheorie erkannt. Doch der von Dumas und Prévost gebrauchte Name ist trotzdem geblieben, wie es in der biologischen Wissenschaft noch in vielen ähnlichen Fällen, z. B. auch mit dem Namen „Zelle", geschehen ist.

An dem Furchungs- oder richtiger Teilungsprozefs des Eies kann man zwei Gruppen von Veränderungen unterscheiden, solche, die an dem Kern, und solche, die sich an dem Protoplasmakörper abspielen. Was die erstere betrifft, so sei nur kurz erwähnt, dafs vor

der Teilung der bläschenförmige Kern, wie es bei jeder Zellvermehrung geschieht, in Karyokinese eintritt (s. hierüber die Lehrbücher der Histologie), dafs er sich in eine Spindel (Fig. 26) umwandelt und dafs hierbei in komplizierter Weise seine verschiedenen Substanzen in zwei Hälften zerlegt werden, welche sich trennen, auseinanderrücken und zuletzt die Grundlage für zwei bläschenförmige Tochterkerne abgeben (Fig. 28).





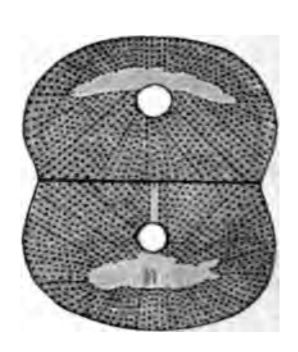


Fig. 26. Fig. 27. Fig. 28

Fig. 26. **Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus, 1 Stunde 20 Min.** nach der Befruchtung. Ei mit Reagentien behandelt. Nach Hertwig.

Fig. 27. **Ei eines Seeigels im Moment der Teilung.** 30mal vergr. Eine Ringfurche schneidet in den Dotter ein und halbiert ihn in einer Ebene, welche rechtwinklig die Mitte der Kernachse und die Längsachse der Hantelfigur schneidet.

Fig. 28. **Ei eines Seeigels nach der Zweiteilung.** In jedem Teilprodukt ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasma beginnt undeutlich zu werden. Die Fig. 27 u. 28 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Nach Hertwig.

An die komplizierte Zerlegung der Kernsubstanz schliefst sich alsdann die einfachere Teilung des Protoplasmakörpers oder des Eidotters an. Zur Zeit, wo im Innern des Dotters sich die Kernspindel ausgebildet hat, und wo sich die Chromosomen in die zwei Tochtergruppen getrennt haben, wird an der Oberfläche des Eies eine Ringfurche sichtbar (Fig. 27) entsprechend einer Ebene, welche man mitten durch die Kernspindel senkrecht zu ihrer Längsachse hindurchlegen kann. Die Ringfurche schneidet rasch tiefer in die Eisubstanz ein und trennt sie in kurzer Zeit in zwei gleiche Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Tochtersegmente enthält.

Gegen Ende der Durchschnürung grenzen die sich trennenden Eihälften nur noch an einer kleinen Stelle aneinander in der Gegend der Mitte der Kernspindel, welche zu allerletzt durchgeschnürt wird. Nach Beendigung der Teilung aber legen sie sich bald wieder mit ihren Teilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht aneinander und platten sich hier gegenseitig so ab, dafs eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 28).

Bei kleineren, dotterarmen Eiern läfst sich während des zweiten und dritten Furchungsstadiums ein streng gesetzmäfsiges Verhalten in der Richtung, welche die sich bildenden Teilungsebenen zueinander einhalten, leicht erkennen. Es

halbiert nämlich stets die zweite Ebene die erste und schneidet sie rechtwinklig, die dritte Ebene aber steht wieder senkrecht auf den beiden ersten und geht durch die Mitte der Achse hindurch, in welcher sie sich schneiden. Wenn man nun die Enden dieser Achse als Pole des Eies betrachtet, so kann man die beiden ersten Teilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen. Es empfiehlt sich ferner, nach dem Vorschlag von GRÖNROOS und SOBOTTA auch noch andere Bezeichnungen der mathematischen Geographie zu entnehmen und Furchen, welche dem Äquator parallel verlaufen und daher den Breitengraden der Erdkugel in ihrer Richtung entsprechen, Latitudinalfurchen zu nennen. Teilebenen endlich, welche der Oberfläche des Eies parallel gerichtet sind und demnach ein oberflächlich gelegenes von einem mehr zentral befindlichen Teilstück trennen, können tangentiale heiſsen.

Die streng gesetzmäſsige und regelmäſsige Stellung, welche die drei ersten Teilebenen zueinander einhalten, wird durch ein Wechselverhältnis bedingt, in welchem Kern und Protoplasma zueinander stehen. Hierbei sind folgende zwei Regeln zu beachten: 1) Die Teilungsebene halbiert stets rechtwinklig die Achse der Spindel. 2) Die Achse der Kernspindel steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzierung des sie umhüllenden, protoplasmatischen Körpers, und zwar so, daſs die beiden Pole des Kerns sich in der Richtung der gröſsten Protoplasmamassen einstellen. So kann z. B. in einer Kugel, in welcher das Protoplasma gleichmäſsig verteilt ist, die zentral gelegene Spindel in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Um nun nach diesen allgemeinen Bemerkungen auf unseren zu erklärenden Fall zurückzukommen, so bildet jede Tochterzelle, wenn die erste Teilung abgelaufen ist, eine Halbkugel. Nach unserer Regel kann die Tochterspindel sich nicht vertikal zur Grundfläche der Halbkugel stellen, sondern muſs parallel zu ihr gerichtet sein, so daſs ein Zerfall in zwei Quadranten erfolgen muſs. Hierauf muſs die Spindelachse wieder mit der Längsachse des Quadranten zusammenfallen, wodurch dieser in zwei Oktanten zerlegt wird.

Von dem eben geschilderten Teilungsvorgang gibt es einige wichtige Abweichungen, die zwar die feineren, auf den Kern sich beziehenden Vorgänge unberührt lassen, aber die Form der Teilstücke betreffen, in welche das Ei zerlegt wird. Die Abweichungen werden hervorgerufen, wie jetzt im einzelnen noch genauer durchgeführt werden soll, durch den verschiedenen Gehalt der Eier an Reservestoffen und durch ihre früher beschriebene, verschiedenartige Verteilung. Man kann die hierdurch bedingten Formen des Furchungsprozesses, obwohl sie durch Übergänge verbunden sind, zweckmäſsigerweise in zwei Abteilungen und jede Abteilung in zwei Unterabteilungen sondern.

Zu der ersten Abteilung rechnet man solche Eier, welche durch den Teilungsprozeſs vollständig zerlegt werden. Man be-

zeichnet daher die Teilung als eine totale und unterscheidet, je nachdem die Stücke von gleicher oder von ungleicher Gröfse werden, als Unterarten eine äquale oder gleichmäfsige und eine inäquale oder ungleichmäfsige Teilung.

Der totalen stellt man die partielle Teilung gegenüber. Sie findet sich bei Eiern, welche mit sehr reichlichem Dottermaterial versehen und daher von beträchtlicher Gröfse sind, und bei welchen gleichzeitig die schon früher beschriebene Sonderung in einen aus Bildungsdotter und in einen aus Nahrungsdotter bestehenden Teil deutlich eingetreten ist. Hier erfährt nun blofs der Bildungsdotter einen Zerklüftungsprozefs, während die Hauptmasse des Eies, der Nahrungsdotter, ungeteilt und von den embryonalen Entwicklungsvorgängen im ganzen unberührt bleibt; daher der Name teilweise oder partielle Teilung. Sie zerfällt wieder in die beiden Untertypen der diskoidalen und der superficialen Teilung, je nachdem der Bildungsdotter als Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt oder den letzteren als dicke Rindenschicht umhüllt. Remak hat die Eier, die sich total teilen, als holoblastische, dagegen die Eier mit partieller Teilung als meroblastische bezeichnet.

Wir können daher folgendes Teilungsschema aufstellen:

I. Typus. Totale Teilung a) äquale " b) inäquale "	holoblastische Eier
II. Typus. Partielle " a) diskoidale " b) superficiale "	meroblastische Eier

Erster Typus.

a) Die totale äquale Teilung.

Der Typus der äqualen Teilung, mit deren Merkmalen wir schon in den einleitenden Betrachtungen zu diesem Kapitel bekannt geworden sind (Fig. 25), ist am häufigsten bei den Wirbellosen anzutreffen. Unter den Wirbeltieren wird er nur beim Amphioxus und bei den Säugetieren beobachtet. Da indessen bei ihnen schon frühzeitig geringe Verschiedenheiten in der Gröfse der Embryonalzellen hervortreten, sind mehrere Forscher veranlafst worden, auch die Teilung des Eies von Amphioxus und den Säugetieren als inäquale zu bezeichnen. Wenn ich diesem Vorschlag nicht gefolgt bin, so geschah es aus dem Grunde, weil die Unterschiede zwischen den Zellen nur geringfügiger Art sind, weil der Kern in der Eizelle und ebenso in ihren Teilstücken noch zentral liegt, und weil die einzelnen Teilungsarten überhaupt nicht scharf abzugrenzen, sondern durch Übergänge verbunden sind.

Gewöhnlich bildet sich schon nach den ersten Teilungen im Innern des Keimes eine kleine Höhle aus dadurch, dafs die Zellen sich abrunden, ein wenig auseinanderweichen und Flüssigkeit nach innen absondern. Im weiteren Verlauf der Teilung beginnt die Keimhöhle oder, wie sie früher genannt wurde, die Furchungshöhle sich mehr und mehr auszuweiten und bei Amphioxus (Fig. 29) und den Säugetieren sogar von sehr ansehnlichen Dimensionen zu werden, wodurch die Oberfläche der ganzen Keimform natürlich in entsprechendem Mafse vergröfsert wird.

Man hat den aus dem Ei durch Teilung entstehenden Zellenhaufen, je nachdem es sich um die ersten oder späteren Stadien handelt, als Maulbeerkugel (Morula) (Fig. 25, letztes Stadium) und als Keimblase (Blastula) (Fig. 27) unterschieden. Von einer Morula (Fig. 25) spricht man, solange die Keimhöhle noch nicht oder nur wenig ausgebildet ist, und solange die Embryonalzellen noch wenig zahlreich und daher ziemlich grofs sind, locker aneinanderschliefsen und an der Oberfläche als kleine Höcker, wie die Körner einer Maulbeerfrucht, hervortreten. Dagegen nennt man die Keimform eine Blastula, sowie im weiteren Verlauf des Teilungsprozesses der Hohlraum im Innern erheblich gröfser geworden ist und die Oberfläche wieder eine glattere Beschaffenheit erhalten hat. Sowie nämlich die Zellen zahlreicher und kleiner geworden sind, ordnen sie sich zu einer Schicht, wie nebenstehende Figur von der Keimblase des Amphioxus lehrt (Fig. 29), an der Oberfläche an, schliefsen, wo sie seitlich aneinandergrenzen, fest zusammen und schneiden nach aufsen mit einer glatten Oberfläche ab. Sie haben jetzt, wenn wir uns eines Ausdruckes bedienen wollen, welcher in der Histologie für eine derartige Zellenanordnung gebraucht wird, ein Epithel gebildet.

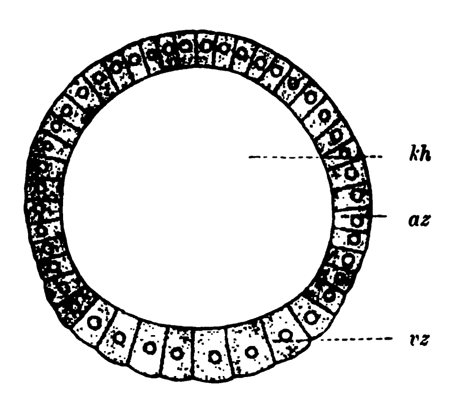


Fig. 29. **Keimblase des Amphioxus**, nach HATSCHEK. *kh* Keimblasenhöhle, *az* animale, *vz* vegetative Zellen.

b) Die totale, inäquale Teilung.

Die zweite Form der totalen Eiteilung wird unter den Wirbeltieren bei den Cyklostomen, bei einzelnen Ganoiden (Stör) und bei den Amphibien angetroffen, deren Eier schon dotterreicher und gröfser, etwa vom Umfang eines Hirsekorns bis einer Erbse, sind.

Als Grundlage der Beschreibung möge das Ei des Frosches dienen, dessen Bau schon früher besprochen wurde. Bald nach der Ablage in das Wasser und nach eingetretener Befruchtung richtet sich seine pigmentierte oder animale Hälfte unter Aufquellung der Gallerthülle nach oben, weil sie mehr Protoplasma und kleinere Dotterkügelchen enthält und leichter als die vegetative Hälfte ist. Die Ungleichmäfsigkeit in der Verteilung der verschiedenen Dotterbestandteile bedingt auch eine veränderte Lage des Furchungskerns. Während dieser in allen Fällen, in denen die Reservestoffe gleichmäfsig verteilt sind, eine zentrale Lage einnimmt, rückt er überall, wo sich das Ei aus einer an Dottermaterial reicheren und aus einer an Protoplasma reicheren Hälfte zusammensetzt, in das Bereich der letzteren hinein. Beim Froschei findet man ihn daher in der pigmentierten, nach oben gelegenen Hemisphäre.

Wenn sich hier der Kern zur Teilung anschickt, kann sich seine Achse nicht mehr in jedem beliebigen Radius des Eies einstellen; infolge der ungleichmäfsigen Verteilung des Protoplasma im Eiraum

steht er unter dem Einflufs des protoplasmareicheren, pigmentierten Teils des Eies, welcher wegen seiner geringeren spezifischen Schwere wie eine Kalotte dem an Dotterplättchen reicheren Teil aufliegt und auf ihm horizontal ausgebreitet ist. In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel nach den früher (S. 33) angegebenen Regeln horizontal zu liegen (Fig. 30 *sp*); mithin mufs die Teilungsebene sich in vertikaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furche am animalen Pole zu zeigen, weil dieser mehr unter dem Einflufs der ihm genäherten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von welchem die Bewegungserscheinungen bei

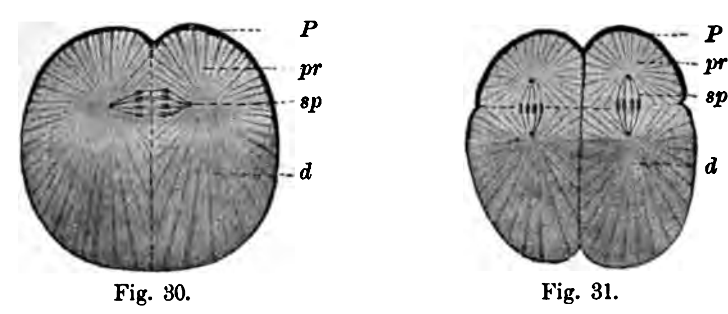


Fig. 30. Fig. 31.

Fig. 30 u. 31. **Schema der Teilung des Froscheies.**

Fig. 30 Erstes Teilungsstadium. Fig. 31 Drittes Teilungsstadium. Die vier Teilstücke des zweiten Teilungsstadiums beginnen durch eine Äquatorialfurche in acht Stücke zu verfallen. *P* Pigmentierte Oberfläche des Eies am animalen Pol; *pr* protoplasmatischer, *d* dotterreicher Teil des Eies; *sp* Kernspindel.

der Teilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet nach dem vegetativen Pole zu durch.

Durch den ersten Teilungsakt erhalten wir zwei Halbkugeln (Fig. 32, 2), von denen eine jede aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und einem nach abwärts gekehrten, protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt ist. Dadurch wird die Lage des Kerns, wenn er sich zur zweiten Teilung anschickt, wieder fest bestimmt. Den Kern haben wir nach der von uns oben aufgestellten Regel im protoplasmareicheren Quadranten aufzusuchen; zu seiner Längsachse mufs sich die Achse der Spindel parallel einstellen, sie mufs also horizontal zu liegen kommen. Die zweite Teilungsebene ist daher, wie die erste, lotrecht und schneidet sie rechtwinklig.

Nach Ablauf der zweiten Teilung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten (Fig. 32, 4), die durch vertikale Teilungsebenen voneinander getrennt sind und zwei ungleichwertige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich teilenden Ei sahen wir, dafs auf dem dritten Teilungsstadium die Achse der Kernspindel sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellt. Das ist auch hier in einer etwas modifizierten Weise der Fall. Wegen des gröfseren Protoplasmareichtums der oberen Hälfte des Quadranten kann die Spindel nicht wie bei dem äqual sich furchenden Ei in die Mitte zu liegen kommen, sondern mufs dem animalen Pole des Eies mehr genähert sein (Fig. 31 *sp*). Ferner steht sie genau vertikal, da die vier Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen Schwere

ihrer beiden Hälften im Raume fest orientiert sind. Infolgedessen mufs jetzt die dritte Teilungsebene eine horizontale werden, ferner mufs sie oberhalb des Äquators der Eikugel mehr oder minder nach ihrem animalen Pole zu gelegen sein (Fig. 32, 8). Die Teilprodukte sind von sehr ungleicher Gröfse und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als eine inäquale bezeichnet hat. Die vier nach oben gelegenen Segmente sind kleiner und dotterärmer, die vier unteren viel gröfser und dotterreicher; nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie als animale und vegetative Zellen unterschieden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Unterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen immer gröfser, da die Zellen um so rascher und häufiger sich teilen, je protoplasmareicher sie sind. Auf dem vierten Stadium werden zuerst die vier oberen

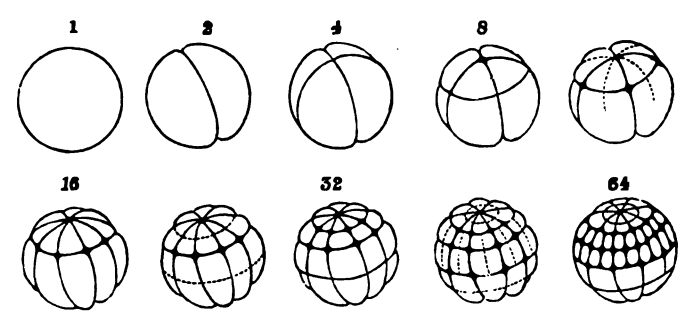


Fig. 32. **Furchung von Rana temporaria** nach Ecker.
Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

Segmente durch meridionale, vertikale Furchen in acht zerlegt, erst nach einiger Zeit zerfallen in derselben Weise auch die vier unteren, so dafs jetzt das Ei aus acht kleineren und acht gröfseren Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 32, 16). Nach einer kurzen Ruhepause teilen sich abermals zuerst die acht oberen Segmente, und zwar jetzt durch eine latitudinale Furche, und etwas später zerlegt eine ähnliche Furche auch die acht unteren Segmente (Fig. 32, 32). In gleicher Weise zerfallen die 32 Segmente in 64 (Fig. 32, 64). Auf den nun folgenden Stadien werden die Teilungen in der animalen Hälfte der Eikugel noch mehr als in der vegetativen beschleunigt. Während die 32 animalen Zellen durch zwei rasch aufeinanderfolgende Teilungen schon in 128 Stücke zerlegt sind, findet man in der unteren Hälfte noch 32 Zellen, die in Vorbereitung zur Teilung begriffen sind. So kommt es, dafs als Endresultat des Teilungsprozesses eine Morula mit ganz ungleichwertigen Hälften entsteht, mit einer nach oben gelegenen, animalen Hälfte aus kleinen, pigmentierten Zellen und mit einer vegetativen Hälfte aus gröfseren, dotterreichen, hellen Zellen.

Im Hinblick auf den Verlauf der inäqualen Furchung und auf eine Reihe anderer Erscheinungen läfst sich ein zuerst von Balfour formuliertes Gesetz aufstellen, dafs die Schnelligkeit der Teilungen proportional ist der Konzentration des im Teilungsstück befindlichen Protoplasma. Protoplasmareiche

Zellen teilen sich rascher als solche, die mit viel Dottermaterial beladen sind.

Schon auf dem Stadium der Achtteilung ist eine ganz kleine Keimhöhle durch Auseinanderweichen der acht Stücke entstanden. Sie vergröfsert sich von da an in gleichem Schritt mit der Vermehrung der Zellen. Infolge der ungleichen Gröfse der letzteren kommt sie aber hier im Unterschied zu den äqual sich teilenden Eiern exzentrisch näher an den animalen Pol der Morula zu liegen. Dementsprechend ist dann später auch die Keimblase abgeändert (Fig. 33). Ihre Wand, die gewöhnlich aus mehreren Lagen von Zellen aufgebaut wird, zeigt wegen der sehr verschiedenen Gröfse der animalen und der vegetativen Zellen eine sehr ungleiche Dicke. Am animalen Pole ist sie dünn, am vegetativen dagegen so stark, dafs von hier ein Höcker, der aus grofsen Dotterzellen zusammengesetzt ist, in die Keimblasenhöhle weit vorspringt, sie nicht unerheblich einengt und ihre exzentrische Lage bedingt. Auch die Keimblase ist polar differenziert und inäqual entwickelt. Den dünnen Wandteil können wir als ihre Decke, den dicken Teil als ihren Boden bezeichnen.

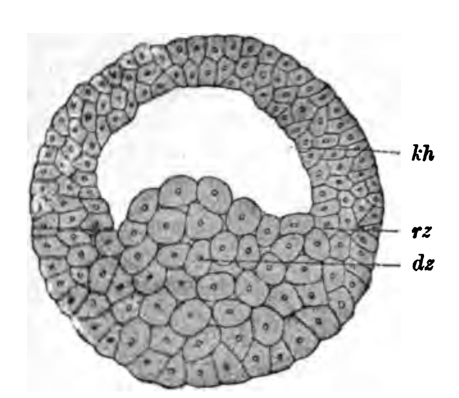


Fig. 33. **Keimblase von Triton taeniatus.** *kh* Keimblasenhöhle, *dz* dotterreichere Zellen, *rz* Randzone.

Zweiter Typus.

a) Die partielle diskoidale Teilung.

Unter den Wirbeltieren kommt der jetzt zu besprechende, sehr abweichende Teilungstypus bei den Teleostiern, Selachiern, Reptilien und Vögeln vor, deren Eier, zum Teil wenigstens, die gröfsten Dimensionen erreichen und den höchsten Gehalt an Deutoplasma aufweisen.

Für die Darstellung der diskoidalen Furchung bietet uns das Hühnerei ein klassisches Beispiel. An ihm läuft der gesamte Furchungsprozefs noch innerhalb der Eileiter in dem Zeitraum ab, in welchem der Dotter mit einer Eiweifshülle und einer Kalkschale umgeben wird; er ist ganz und gar auf die aus Bildungsdotter bestehende Keimscheibe beschränkt, so dafs der gröfste Teil des Eies, welcher den Nahrungsdotter enthält, ungeteilt bleibt und später in ein Anhängsel des Embryo, den sogenannten Dottersack, eingeschlossen und allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. Wie beim Froschei die pigmentierte animale Hälfte, so schwimmt auch beim Hühnerei, man mag es wenden wie man will, die Keimscheibe obenauf, da sie der leichtere Teil ist. Wie beim Froschei die zwei ersten Teilungsebenen vertikale sind und am animalen Pole beginnen, so treten auch beim Hühnerei (Fig. 34) in der Mitte der Scheibe eine erste und eine zweite meridionale Furche auf, welche sich unter rechtem Winkel schneiden, und dringen von oben her in vertikaler Richtung in die Tiefe. Während aber beim Froschei die erste Tei-

lungsebene bis zum entgegengesetzten Pole durchschneidet, teilt sie beim Hühnerei nur die Keimscheibe in zwei gleiche Segmente, welche mit breiter Basis der ungeteilten Dottermasse aufsitzen und dadurch noch untereinander in Substanzverbindung stehen. Hierauf wird jedes der vier Segmente noch einmal von einer mehr in meridionaler Richtung verlaufenden Furche halbiert. Die so entstandenen Teilstücke entsprechen Kreisausschnitten, die im Zentrum der Keimscheibe mit spitzen Enden zusammenstofsen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem der Segmente wird dann

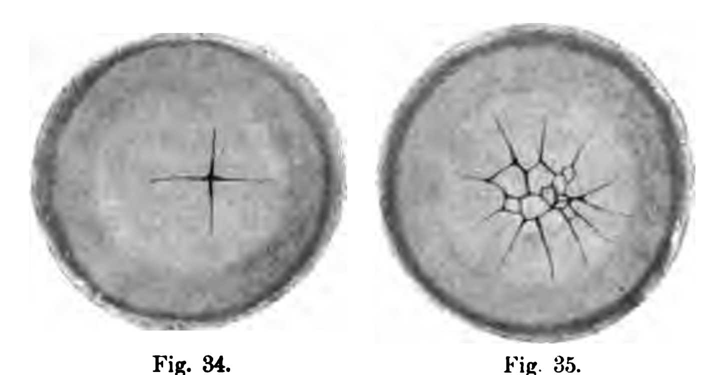


Fig. 34. Fig. 35.

Fig. 34. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vier Segmenten.** Nach Kölliker.

Fig. 35. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit elf Segmenten.** Nach Kölliker.

die Spitze durch eine dem Äquator der Eikugel parallel gerichtete, also latitudinale Furche abgetrennt, wodurch zentral gelegene, kleinere und gröfsere, periphere Teilstücke entstehen (Fig. 35). Indem von nun an meridionale und latitudinale Furchen gewöhnlich alternierend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, dafs die kleineren im Zentrum der Scheibe, also unmittelbar am animalen Pole, die gröfseren nach der Peripherie zu liegen (Fig. 36). Die letzteren werden als Randsegmente bezeichnet; sie sind in der Peripherie von der ungeteilten Dottermasse nicht abgegrenzt. Voneinander werden sie durch frei auslaufende meridionale Furchen getrennt. Ihre Anzahl im Umkreis der Keimscheibe nimmt mit der fortschreitenden Furchung kontinuierlich zu, indem die auf früheren Stadien grofsen und wenigen Randsegmente durch immer neu auftretende meridionale Furchen fortwährend ihrer Länge



Fig. 36. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vielen Randsegmenten.** Nach Kölliker.

nach halbiert werden (vergl. Fig. 35 u. 36). Dabei werden gleichzeitig von ihren polwärts gerichteten, spitzen Enden durch latitudinale Furchen kleine Stücke abgetrennt, durch welche der von den Randsegmenten wie von einem Strahlenkranz eingeschlossene kleinzellige Bezirk der Keimscheibe fortwährend an seinem Rande einen neuen Zuwachs erhält und sich in der Fläche weiter ausbreitet.

Eine eingehendere Besprechung verlangt jetzt noch das Verhältnis, in welchem die bisher nur nach der Oberflächenansicht beschriebenen Furchungsstücke zu der darunter liegenden Dottermasse stehen. — Eine Zeitlang hängen die ersten 16 Segmente nach innen zu mit der tieferen, ungeteilten Schicht der Keimscheibe kontinuierlich zusammen; sie sind nur seitlich durch die an der Oberfläche sichtbaren Furchen voneinander abgegrenzt. Dies ändert sich erst vom fünften Teilstadium an. In den kleineren zentralen Segmenten der Scheibe stellen sich jetzt die Kerne, bei ihrer Umwandlung in Spindeln, in der Richtung des Eiradius ein, so dafs die Teilebenen sich tangential zur Oberfläche des Eies ausbilden und zwei Teilstücke voneinander sondern müssen, von welchen das eine nach aufsen,

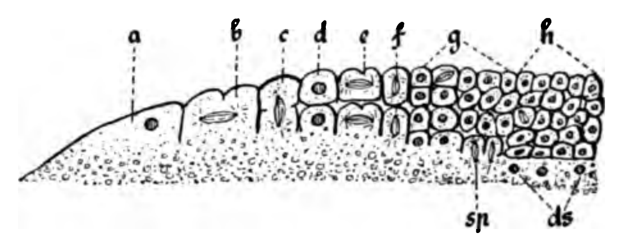


Fig. 37. **Die Abfurchung der Keimscheibe eines meroblastischen Eies in einem Schema dargestellt.**
ds Dottersyncytium; *sp* in radialer Richtung eingestellte Spindel.

das andere nach innen gelegen ist. Das erstere ist allein allseitig als Embryonalzelle isoliert, das letztere dagegen hängt wieder an seiner Basis, wie vorher das ganze Segment, mit der ungeteilten Dottermasse zusammen. Mit dem Auftreten tangentialer Teilebenen beginnt die Keimscheibe zuerst in einem kleinen Bezirk des animalen Poles, dann von hier in gröfserer Ausdehnung nach der Peripherie zu zweischichtig und später mehrschichtig zu werden (Fig. 37).

Der ganze Vorgang, welcher für den Furchungsprozefs der Eier der Selachier, Reptilien und Vögel charakteristisch ist, läfst sich durch das obenstehende Schema, welches nach einem von SOBOTTA gegebenen Beispiel von mir entworfen ist, recht anschaulich machen. Das Schema (Fig. 37) gibt einen Durchschnitt durch eine schon ziemlich weit abgefurchte Vogel-Keimscheibe. Links sieht man ein noch relativ grofses Randsegment (*a*), welches mit der darunter liegenden Dotterschicht an seiner Basis zusammenhängt. Auf einem vorausgegangenen Stadium hat sich von dem Randsegment, welches damals noch gröfser war und weiter zentralwärts begann, das Segment (*b*) durch eine latitudinale Furche abgetrennt, aber dabei den Zusammenhang mit dem Dotter ebenfalls noch bewahrt. Durch meridionale latitudinale Furchen, die miteinander abwechseln, zerfällt es weiterhin in kleinere Stücke, etwa von der Form, wie es das mehr zentralwärts gelegene und daher schon etwas ältere Segment (*c*)

zeigt. In diesem hat sich die Kernspindel in der Richtung des Eiradius eingestellt, so daſs sie bald durch eine tangentiale Teilebene in eine allseitig abgegrenzte oberflächliche und eine darunter gelegene Hälfte zerfallen wird, was in den mehr zentral gelegenen Zellenreihen (*d*, *e*, *f*) schon eingetreten ist. Durch Teilebenen, die sich in den drei Richtungen des Raumes bald meridional, bald latitudinal, bald tangential vollziehen, sind in den Bezirken *g*—*h* noch kleinere Furchungszellen entstanden, welche jetzt in vier Schichten übereinander liegen. Dabei haben die untersten Stücke (von *d*—*g*) immer noch, wie die Randsegmente, ihren Zusammenhang mit dem Dotter bewahrt.

Den Prozeſs, welcher darin besteht, daſs sich bei der Teilung von Segmenten, die an der unteren Fläche und am Rand der Keimscheibe liegen, Zellen allmählich vom Dotter ganz abschnüren und zur Vergröſserung der Keimscheibe an ihrem Rande und in ihrer Dicke beitragen, hat man als Nachfurchung oder verspätete Furchung bezeichnet. Sie dauert eine gewisse Zeit an und hört wahrscheinlich erst dann auf, wenn der Bildungsdotter ganz in Zellen zerlegt und die Grenze des protoplasmaarmen Nahrungsdotters erreicht ist. Jetzt kommt es zu einer schärferen Sonderung zwischen Keimscheibe und Dottermaterial. Ferner bleiben bei den letzten in tangentialer Richtung erfolgenden Zellabschnürungen Kerne in gröſserer Anzahl in der Grenzschicht des unter der Keimscheibe ausgebreiteten Nahrungsdotters zurück (Fig. 37 *ds*, 38). Eingebettet in einen Hof von Protoplasma (Fig. 38) sind sie von RÜCKERT unter dem Namen der Merocyten beschrieben worden. — Von H. VIRCHOW wird die unter dem zelligen Keim ausgebreitete, mit Kernen versehene, oberflächliche Schicht des Nahrungsdotters als Dottersyncytium bezeichnet und an ihm der zentrale Teil, weil er sich früher abgrenzt und gewöhnlich ärmer an Kernen ist, als zentrales Syncytium von einem kernreicheren, an der Peripherie der Keimscheibe ausgebreiteten Randsyncytium (Periblast, AGASSIZ und WHITMAN) unterschieden (Fig. 38 *A* u. *B*).

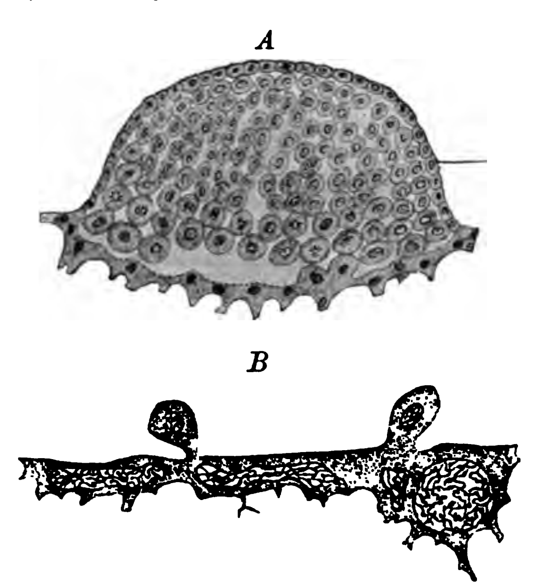


Fig. 38. *A* **Keimscheibe und unter ihr gelegenes Dottersyncytium vom Lachs**, nach HOFFMANN. Vergr. 35 : 1. *B* **Ein Stück des Syncytium**, stärker vergröſsert.

Auſser den groſsen Merocyten sieht man zwei nach der nicht mit abgebildeten Keimscheibe vorspringende Zellen, von denen es strittig ist, ob sie vom Dottersyncytium abgefurcht werden oder sekundär mit ihm verschmelzen.

Die im Syncytium eingeschlossenen Kerne vermehren sich noch eine Zeitlang durch direkte Teilung; dann erleiden sie im Dotter

eigentümliche Veränderungen in ihrer Struktur, erreichen oft, besonders in dem Ei der Teleostier (Fig. 38 *B*) eine nicht unbeträchtliche Gröfse, werden stark gelappt und scheinen nur noch einer amitotischen Vermehrung (Ziegler) fähig zu sein. An der Bildung der Keimblätter, mithin auch an der Bildung des embryonalen Körpers, nehmen sie weiter keinen Anteil und haben wohl nur noch bei der Verarbeitung und Resorption des Dotters (H. Virchow) eine Rolle zu spielen. In dieser Weise stellt die Schicht, in welcher die Dotterkerne liegen, das sogenannte Dottersyncytium, ein wichtiges Bindeglied zwischen dem gefurchten Keim und dem ungefurchten Nahrungsdotter her.

Die oben eingehender beschriebene Nachfurchung und das sich später im Anschlufs an sie ausbildende Dottersyncytium (Periblast, Merocyten) sind Erscheinungen, die in den meroblastischen Eiern durch die übermächtige Ausbildung des Dottermaterials hervorgerufen sind.

Wenn wir am Schlufs des Abschnittes einen Vergleich zwischen der partiellen und der inäqualen Furchung anstellen, zu deren Beschreibung wir uns der Eier des Hühnchens und des Frosches bedient haben, so ist es nicht schwer, die erstere von der letzteren abzuleiten und eine Ursache für ihre Entstehung aufzufinden. Die Ursache ist dieselbe, welche auch die Entstehung der inäqualen aus der äqualen Furchung veranlafst hat; es ist die stärkere Ansammlung von Deutoplasma, die hiermit Hand in Hand gehende Ungleichmäfsigkeit in der Verteilung der Eisubstanzen und die Veränderung in der Lage des Furchungskerns. Der beim Froschei noch in einem Übergangsstadium befindliche Differenzierungsprozefs ist beim Hühnerei (Fig. 6) zu Ende geführt. Die dort schon am animalen Pole reichlicher angesammelte protoplasmatische Substanz hat sich hier in noch höherem Grade konzentriert und hat sich damit zugleich als eine den Furchungskern einschliefsende Scheibe von dem Nahrungsdotter abgesetzt. Dieser, in ungeheurer Menge am entgegengesetzten Pole angehäuft, ist infolge der Sonderung relativ arm an protoplasmatischer Substanz, welche die Lücken zwischen den grofsen Dotterkugeln nur spärlich ausfüllt.

Da nun beim Teilungsprozefs die Bewegungserscheinungen vom Protoplasma und vom Kern ausgehen, das Deutoplasma sich aber passiv verhält, so kann bei den meroblastischen Eiern die aktive Substanz die passive nicht mehr bewältigen und mit in Stücke zerlegen. Schon beim Froschei (Fig. 30 u. 31) macht sich ein Übergewicht des animalen Poles beim Furchungsprozefs bemerkbar; in seinem Bereich liegt der Kern, treten die Strahlenfiguren des Protoplasma auf, fängt die erste und zweite Teilungsebene sich zu bilden an, während sie am vegetativen Pole zuletzt durchschneidet; ferner laufen dort während der späteren Stadien die Teilungsprozesse rascher ab, so dafs ein Gegensatz zwischen kleineren, animalen und gröfseren, vegetativen Zellen entsteht (Fig. 32). Beim Hühnerei hat das Übergewicht des animalen Poles das Extrem erreicht; die Sonderung in zwei Substanzen, die an dem Entwicklungsprozefs in sehr ungleichem Mafse beteiligt sind, in Bildungsdotter und Nahrungsdotter, ist auf das schärfste durchgeführt. Die Teilungsfurchen beginnen nicht nur am animalen Pole, sondern bleiben auch auf den an ihn angrenzenden Bezirk beschränkt (Fig. 34—37). Auf

der einen Seite erhalten wir so eine Scheibe aus kleinen animalen Zellen (Fig. 37 u. 38 *A*), auf der anderen Seite eine mächtige, ungeteilte Dottermasse, welche den vegetativen Zellen des Froscheies entspricht. Die in der Peripherie und unter der Keimscheibe zerstreuten Dotterkerne (Fig. 37 *ds* u. 38 *A* u. *B*) sind den Kernen der vegetativen Zellen des Froscheies gleichwertig.

Auch bei den meroblastischen Eiern mit Keimscheibe läfst sich eine Art von Keimblasenstadium unterscheiden (Fig. 39). Denn bald treten zwischen der untersten Lage der Embryonalzellen und dem zentralen Dottersyncytium kleine, mit gelösten Albuminaten erfüllte Spalträume auf, fliefsen untereinander zusammen und bilden je nach der Tierart eine bald kleinere, bald gröfsere Keimhöhle (*B*). Die Blastula hat hier das Eigentümliche, dafs nur ein sehr kleiner Teil ihrer Wand, die Keimscheibe, aus Zellen besteht, während der übrige aufserordentlich verdickte Teil der Blasenwand Nahrungsdotter ist. Jener ist der Decke, dieser dem Boden der Froschkeimblase zu vergleichen.

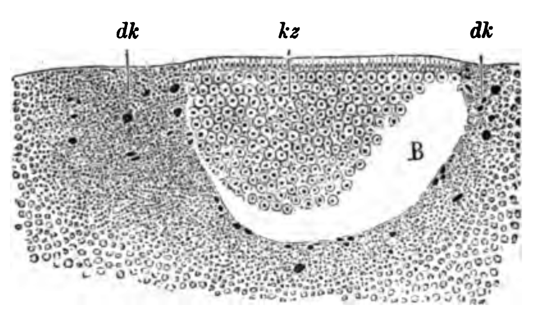


Fig. 39. **Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus.** Nach Rückert.
B Keimblasenhöhle, *dk* Dotterkerne, *kz* Keimzellen.

b) Die partielle, superficiale Teilung.

Die zweite Unterart der partiellen Furchung wird im Stamm der Arthropoden häufig beobachtet; sie tritt namentlich bei Eiern auf, bei denen eine zentral gelegene Masse von Nahrungsdotter von einer Rindenschicht von Bildungsdotter eingeschlossen ist. Mannigfache Variationen sind hier möglich, so wie sich auch Übergänge zur äqualen und inäqualen Furchung finden. Wenn der Verlauf ein recht typischer

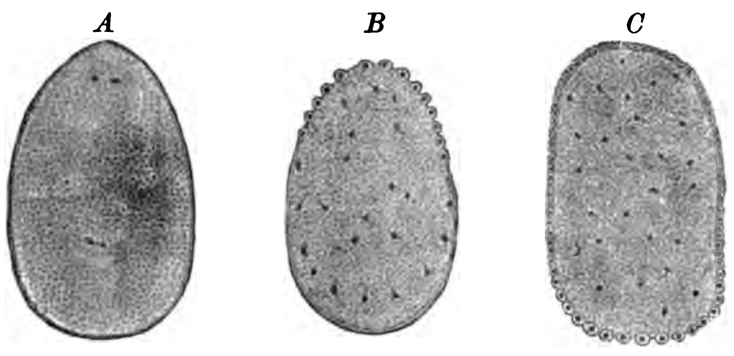


Fig. 40. **Superficiale Furchung des Insekteneies (Pieris crataegi).** Nach Bobretzky.
A Teilung des Furchungskerns. *B* Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm). *C* Bildung der Keimhaut.

ist, so liegt der Furchungskern, von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Eies im Nahrungsdotter; hier teilt er sich in zwei Tochterkerne, ohne dafs eine Teilung der Eizelle auf dem Fufse folgt (Fig. 40). Die Tochterkerne teilen sich wieder in vier, diese in 8, 16, 32 Kerne und so weiter, während das Ei als Ganzes immer noch ungeteilt bleibt (Fig. 40 *A*). Später rücken die Kerne auseinander, wandern zum gröfsten Teil allmählich an die Oberfläche empor und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmäfsigen Abständen voneinander anordnen. Erst von diesem Moment an beginnt die Rindenschicht in so viele Zellen zu zerfallen, als Kerne in ihr liegen, während der zentrale Dotter ungeteilt bleibt (Fig. 40 *B* u. *C*). Letzterer ist daher plötzlich von einer aus kleinen Zellen gebildeten Blase oder einer Keimhaut eingeschlossen. Anstatt eines polständigen (telolecithalen) haben wir einen mittelständigen (centrolecithalen) Dotter. In diesem bleiben, wie bei den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere, einzelne Dotterkerne, in Protoplasma eingehüllt (Merocyten), zurück.

Repetitorium zu Kapitel III.

1) Die nächste Folge der Befruchtung ist der Teilungs- oder Furchungsprozefs, durch welchen das Ei in eine in geometrischer Progression wachsende Zahl von Embryonalzellen zerlegt wird.

2) Die Zerlegung des Eiinhalts in Teilstücke erfolgt bei den einzelnen Tierarten in einer verschiedenen Weise, was von der ursprünglichen Organisation der Eizelle, besonders von der Anordnung und Verteilung des Protoplasma und des Deutoplasma, abhängt.

3) **Schema** der verschiedenen Arten der Eiteilung:

I. Totale Teilung. (Holoblastische Eier.) Die meist kleinen Eier enthalten eine geringe oder mäfsige Menge von Reservestoffen und zerfallen vollständig in Tochterzellen.

Äquale Teilung. Sie findet sich bei Eiern mit geringem und gleichmäfsig verteiltem Deutoplasma (alecithal); durch den Teilungsprozefs entstehen im ganzen gleich grofse Teilstücke (Amphioxus, Säugetiere).

Inäquale Teilung. Sie tritt bei Eiern ein, bei denen Deutoplasma reichlicher entwickelt und nach dem vegetativen Eipole zu konzentriert, der Furchungskern aber dem animalen, protoplasmareicheren Pole genähert ist. Meist vom dritten Teilungsakte an werden die Segmente von ungleicher Gröfse (Cyklostomen, Amphibien).

II. Partielle Teilung. (Meroblastische Eier.) Die oft sehr grofsen Eier enthalten beträchtliche Mengen von Deutoplasma. Infolge seiner ungleichen Verteilung sondert sich der Eiinhalt in einen Bildungsdotter, an dem sich der Teilungsprozefs allein vollzieht, und in einen Nahrungsdotter, der ungeteilt bleibt und zum Wachstum der Organe aufgebraucht wird.

Diskoidale Teilung. Sie tritt bei Eiern auf, die polar differenziert und dabei in einen am vegetativen Pol angesammelten (polständigen) Nahrungsdotter und in einen den animalen Pol einnehmenden Bildungsdotter gesondert sind. Der Teilungsprozefs bleibt allein auf den Bildungsdotter, die Keimscheibe, beschränkt nnd liefert eine Zellenscheibe (Selachier, Teleostier, Reptilien, Vögel).

S u p e r f i c i a l e T e i l u n g. Sie findet sich bei Eiern mit mittelständigem Nahrungsdotter. In typischen Fällen teilt sich allein der in der Mitte des Eies gelegene Kern zu wiederholten Malen. Die so entstehenden, zahlreichen Tochterkerne rücken in die den zentralen Nahrungsdotter einhüllende Protoplasmarinde, die darauf in so viele Stücke zerfällt, als Kerne in ihr liegen. Es entsteht eine Keimhaut (viele Arthropoden).

4) Eier mit totaler Teilung werden als holoblastische, Eier mit partieller Teilung als meroblastische bezeichnet.

5) Die Richtung und Stellung der ersten Teilungsebenen ist eine streng gesetzmäfsige, in der Organisation der Zelle begründete; sie wird durch folgende drei Momente bestimmt:

E r s t e s M o m e n t. Die Teilungsebene halbiert stets rechtwinklig die Achse des sich zur Teilung anschickenden Kerns.

Z w e i t e s M o m e n t. Die Lage der Kernachse während der Teilung steht in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzierung des umhüllenden Protoplasma.

In einer Protoplasmakugel kann die Achse der zentral gelagerten Kernspindel in der Richtung eines jeden Radius liegen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Scheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen nur wieder im längsten Durchmesser.

D r i t t e s M o m e n t. Bei inäqual sich furchenden Eiern, die wegen ihres ungleichmäfsig verteilten und polständigen Dottermaterials geozentrisch sind und daher eine bestimmte Gleichgewichtslage einnehmen, müssen die beiden ersten Teilungsebenen vertikale und die dritte Teilungsebene eine horizontale, oberhalb des Äquators der Eikugel gelegene sein.

6) Während des Teilungsprozesses bildet sich zwischen den Embryonalzellen eine kleine, allmählich gröfser werdende Höhle (die Keimhöhle oder Furchungshöhle) aus.

7) Die aus dem Teilungsprozefs der Eier zunächst hervorgehenden Embryonalformen werden als Morula (Maulbeerkugel) und als Keimblase (Blastula) bezeichnet.

8) Die Morula geht der Blastula in der Entwicklung voraus, besteht daher aus weniger zahlreichen und gröfseren Embryonalzellen, die noch locker aneinanderschliefsen, an der Oberfläche als kleine Höcker, wie die Körner einer Maulbeerfrucht, hervortreten und nach innen eine kleine Keim- oder Furchungshöhle umschliefsen.

9) Die Blastula enthält einen gröfseren, durch Ausdehnung der Keimhöhle der Morula entstandenen Hohlraum und setzt sich aus zahlreicheren, sehr klein gewordenen Embryonalzellen zusammen, die zu einer Epithelmemban mit glatter Oberfläche verbunden sind.

10) Entsprechend der verschiedenen ursprünglichen Organisation der Eier, des dadurch bedingten verschiedenen Verlaufs des Teilungsprozesses (siehe Schema), bietet auch das Stadium der Morula und Blastula bei den einzelnen Eiarten charakteristische Modifikationen dar.

Viertes Kapitel.

Entwicklungsphysiologische Theorien und Experimente.

1. Die Idioplasmatheorie.

An die in den ersten drei Kapiteln mitgeteilten Ergebnisse ausgedehnter und mühsamer Beobachtungen lassen sich Betrachtungen und Experimente anreihen, durch welche man auf den verschiedensten Wegen in das Geheimnis der geschlechtlichen Zeugung und Entwicklung noch tiefer einzudringen versucht hat.

Durch die Erkenntnis, dafs Ei und Samenfaden einfache Zellen der Tierarten sind, in deren Geschlechtsorganen sie erzeugt werden, ist zwar die Präformationstheorie in ihrer alten Fassung endgültig beseitigt, nicht aber die wissenschaftliche Frage, deren Lösung sie geben sollte, selbst erklärt worden. Denn wenn auch das Ei nicht der spätere Organismus en miniature ist, wie es die Präformisten lehrten, so mufs es doch die wesentlichen Ursachen für seine Entstehung oder, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, die Anlagen für die Hervorbringung einer ganz bestimmten Organismenart besitzen. Mit zwingender Naturnotwendigkeit geht aus jeder Art von Eizelle immer nur ein Organismus der gleichen Art hervor. In dem Stoff der Eizelle überträgt oder vererbt der Mutterorganismus seine Eigenschaften dem Kind. Das gleiche gilt aber auch von der Substanz des Samenfadens. Denn das Kind erbt, ebenso wie von der Mutter, auch individuelle, spezifische Eigenschaften vom Vater. Am deutlichsten tritt dies bei der Bastardzeugung hervor, bei der Verbindung der Geschlechtsprodukte von Individuen, die wegen Unterschieden in ihrer Organisation vom Systematiker zu verschiedenen Varietäten und Rassen einer Art oder zu verschiedenen Arten und Gattungen gerechnet werden. Wenn ein Bastardprodukt neben den Eigenschaften der Tierart, welcher das Ei angehört, auch die diesem ganz fremden Eigenschaften der zweiten Tierart, die als Männchen bei der Zeugung mitgewirkt hat, oft in seltsamer Kombination zeigt und häufig sogar die letzteren noch schärfer als die ersteren hervortreten läfst, so kann die Übertragung oder die Vererbung nur durch die so unendlich kleine Stoffmasse des Samenfadens geschehen sein. Ei- und Samenzelle repräsentieren also in gleicher Weise die Anlagen für ein neues Individuum, welches zwischen seinen beiden Erzeugern in seinen Eigenschaften die Mitte hält, also ein Mischprodukt von beiden ist.

Andere Überlegungen ergeben, dafs die Anlagesubstanz etwas aufserordentlich Kompliziertes sein mufs. So viele Millionen verschieden gestalteter Pflanzen- und Tierarten unsere Erde bevölkern, so viele Arten von Keimzellen gibt es, deren jede von der anderen in dem Charakter ihrer Anlagesubstanz etwas verschieden sein mufs, da jede den Grund für die besonderen Eigenschaften ihrer Spezies in sich einschliefsen mufs, auch wenn wir von diesen Dingen nichts wahrnehmen können. Ferner erwäge man, um sich einen Begriff von den wunderbaren Eigenschaften der Anlagesubstanz zu machen, wie ein Säugetier in vielen 100000 Merkmalen von einem Vogel oder einer Eidechse verschieden ist; man erwäge, dafs auch innerhalb einer Tierart die einzelnen Individuen wieder durch geringfügigere Unterschiede voneinander abweichen, und dafs alle diese gröfseren und geringeren zahllosen Merkmale, durch welche sich Individuen unterscheiden, durch die Keimzellen auf die nachfolgenden Geschlechter vererbt werden!

Durch solche Überlegungen werden wir zu der Annahme gedrängt, dafs jede Keimzelle ein hohes Mafs von Organisation besitzen mufs, welche für jede Organismenart eine verschiedene ist, ferner zu der Annahme, dafs diese Organisation auf molekularem oder, um mit Nägeli zu reden, auf mizellarem Gebiete, daher jenseits der Grenzen des für uns zur Zeit Wahrnehmbaren, liegen mufs; denn auch mit den stärksten Vergröfserungen sind wir gegenwärtig aufserstande, in den Anlagesubstanzen Verschiedenheiten aufzufinden, welche uns als Erklärungsgrund für die sich später entwickelnden Artunterschiede dienen könnten.

Zu der Annahme, dafs beiderlei Geschlechtszellen in gleicher Weise durch eine hochorganisierte Anlagesubstanz die Eigenschaften beider Eltern auf das neu sich bildende Geschöpf vererben, scheint die Tatsache in einem gewissen Widerspruch zu stehen, dafs Eier und Samenfäden an Gröfse und Gewicht so ungeheuer voneinander abweichen und so ungleiche Beiträge zur Substanzmasse liefern, aus der sich das kindliche Geschöpf entwickelt. So beträgt nach einer Schätzung von Thuret das Ei von Fucus an Masse so viel, wie 30—60000 Samenfäden derselben Art. Zwischen tierischen Geschlechtsprodukten aber sind die Unterschiede gewöhnlich tausend- und millionenmal gröfsere, z. B. zwischen dem Volum und Gewicht eines Eidotters vom Huhn und des dazu gehörigen Samenelements. Die Wirkung der vom Vater gelieferten minimalen Substanzmenge müfste sich — so sollte man meinen — gegenüber der Wirkung, die von der unendlichmal gröfseren Stoffmasse des Eies ausgeht, gar keine Geltung verschaffen können.

Der hier liegende Widerspruch verlangt eine nähere Erklärung; sie ergibt sich aus der Annahme, dafs die beiderlei Geschlechtsprodukte aus Substanzen bestehen, die für die Vererbung elterlicher Eigenschaften von sehr ungleichem Wert sind, aus einer Substanz, welche Träger der erblichen Eigenschaften und in Ei- und Samenzelle in etwa äquivalenten Mengen vorhanden ist, und aus einer zweiten Substanz, welche für die Vererbung von Eigenschaften entweder von nur geringer oder gar keiner Bedeutung ist, und welche im Samenfaden fast ganz fehlt, dagegen im Ei in ungeheurer Menge angehäuft den oben hervorgehobenen Gröfsenunterschied bedingt. Die erstere hat Nägeli als Idioplasma, die letztere als Ernährungs-

plasma bezeichnet, ohne indessen näher anzugeben, in welchen Bestandteilen von Ei- und Samenzellen wir sie zu suchen haben.

Der aus theoretischen Erwägungen entsprungenen, bei NÄGELI in der Luft schwebenden Hypothese läfst sich indessen eine auf Tatsachen beruhende, feste Basis verleihen (OSCAR HERTWIG, E. STRASBURGER). Es gibt in der Tat in der reifen Ei- und Samenzelle eine minimale Menge von Substanz, welche den von der Hypothese geforderten Bedingungen entspricht und zugleich die wichtigste und auffälligste Rolle beim Befruchtungsprozefs spielt. Sie ist in den sich zum Keimkern verbindenden Kernen von Ei- und Samenzelle enthalten, Kernen, die etwa von gleichem Volum und Gewicht sind, besonders aber in ihrem Chromatin. Denn die früher (S. 29) mitgeteilten Beobachtungen an Ascaris megalocephala (VAN BENEDEN) haben klar gelehrt, dafs sowohl der Samenkern als der Eikern aus zwei Kernsegmenten (Chromosomen) besteht, und dafs jeder von ihnen somit zum Aufbau des Keimkerns mit genau äquivalenten Stoffmengen, der eine mit zwei männlichen, der andere mit zwei weiblichen Kernsegmenten, beiträgt.

Dafs die Zellkerne das Idioplasma oder — wie wir mit einem deutschen Namen auch sagen können — die Anlagesubstanz oder die Erbmasse bergen, dafür sprechen aufserdem noch zwei andere sehr wichtige Beobachtungen. Wie schon früher mitgeteilt, spalten sich die zwei männlichen und die zwei weiblichen Chromosomen des Keimkerns der Länge nach in zwei Tochtersegmente, die nach den beiden Polen der Kernspindel auseinanderweichen und, wenn das Ei sich in zwei Tochterzellen teilt, die Grundlage für ihre Kerne bilden. Den beiden ersten Teilprodukten des Eies wird daher durch den komplizierten Prozefs der Karyokinese genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt. Es läfst sich annehmen, dafs durch die weiteren Kernteilungen die väterliche und die mütterliche Erbmasse, welche sich durch Wachstum vermehrt, auch später auf die nacheinander entstehenden Zellgenerationen in äquivalenten Mengen verteilt werden. Die zweite Beobachtung betrifft die so eigentümlichen Reifungsvorgänge der Ei- und Samenzelle, durch welche, wie wir uns früher ausdrückten, eine Reduktion der Chromatinmasse auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt wird. Wir sahen hierin eine Vorbereitung für den Befruchtungsprozefs, durch welchen verhindert werden soll, dafs nicht bei jeder neuen Zeugung eine fortgesetzte Summierung zweier Erbmassen stattfindet. „Wenn bei jeder Fortpflanzung durch Befruchtung“, bemerkt NÄGELI, „das Volumen des irgendwie beschaffenen Idioplasma sich verdoppelte, so würden nach nicht sehr zahlreichen Generationen die Idioplasmakörper so sehr anwachsen, dafs sie selbst einzeln nicht mehr in einem Spermatozoon Platz fänden.“

In dieser Weise erhalten eine Reihe sehr auffälliger Tatsachen, welche beim Studium des Zeugungsprozesses gewonnen worden sind, durch die Hypothese, dafs die Erbmasse in den Kernen der Geschlechtszellen eingeschlossen sei, ihre einheitliche Erklärung.

Wenn Ei- und Samenzellen äquivalente Mengen von Idioplasma besitzen, so mufs die gewaltige Gröfse der ersteren auf einer An-

sammlung nicht idioplasmatischer Substanzen beruhen. Dafs zu diesen in erster Reihe die im Ei aufgespeicherten Reservestoffe gehören, die später als Nährmaterialien allmählich aufgebraucht werden, dürfte wohl von keiner Seite angefochten werden.

Indessen läfst sich noch die Frage aufwerfen, wie es kommt, dafs sich zwischen den im Befruchtungsakt zusammentretenden zwei Zellen so auffällige Unterschiede in ihrer Gröfse und Form ausgebildet haben? Hier dürfte folgendes zur Orientierung dienen. Bei der Bildung eines entwicklungsfähigen Keimes, der durch Vereinigung zweier Zellen entsteht, kommen zwei Momente in Betracht, die miteinander konkurrieren und in einem Gegensatz zueinander stehen. Erstens müssen die Zellen, deren Erbmassen sich zu einer gemischten Anlagesubstanz vereinigen, selber in der Lage sein, sich aufzusuchen und zu verbinden. Zweitens aber ist es auch von Wichtigkeit, dafs, wenn sich der Entwicklungsprozefs eines Organismus in einem kurz bemessenen Zeitraum abspielen soll, gleich von Anfang an viel entwicklungsfähige Substanz vorhanden ist und nicht erst auf dem zeitraubenden Umweg der Ernährung von den sich bildenden und differenzierenden Embryonalzellen selbst herbeigeschafft zu werden braucht. Um dem ersten Zweck zu genügen, müssen die Geschlechtszellen beweglich und daher aktiv sein; für den zweiten Zweck dagegen müssen sie entwicklungsfähige Substanz ansammeln, sie müssen daher an Gröfse zunehmen, was naturgemäfs eine Beeinträchtigung ihrer Beweglichkeit zur Folge hat. Die Natur hat beide Zwecke erreicht, indem sie Eigenschaften, die in einem Körper unvereinbar, weil gegensätzlich zueinander sind, nach dem Prinzip der Arbeitsteilung auf die beiden zum Befruchtungsakt sich verbindenden Zellen verteilt hat. Sie hat die eine Zelle beweglich, aktiv, befruchtend, d. h. männlich, die andere Zelle dagegen passiv und empfangend, d. h. weiblich gemacht. Die weibliche Zelle hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprozesse erforderlich sind. Sie hat daher im Eierstock Dottermaterial, Reservestoffe für die Zukunft, in sich aufgespeichert und ist dementsprechend grofs und unbeweglich geworden. Da nun aber zum Zustandekommen eines Entwicklungsprozesses noch die Vereinigung mit einer zweiten Zelle eines anderen Individuums erforderlich ist, ruhende Körper sich aber nicht vereinigen können, so hat sich zur Lösung dieser zweiten Aufgabe der männliche Elementarteil entsprechend verändert. Er hat sich zum Zweck der Fortbewegung und um die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle zu ermöglichen, in einen kontraktilen Faden umgebildet und, je vollkommener er seiner Aufgabe angepafst ist, um so mehr aller Substanzen vollständig entledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial oder selbst das Protoplasma, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat er zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgibt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmäfsigste ist.

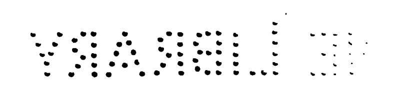
Für die Richtigkeit unserer Auffassung sprechen vor allen Dingen die Verhältnisse im Pflanzenreiche. Man findet niederste Pflanzen, bei denen die beiden kopulierenden Geschlechtszellen ganz gleichartig, nämlich klein und beweglich, sind, und andere verwandte Arten, bei welchen sich eine allmählich erfolgende Differenzierung in der

Weise beobachten läfst, dafs die eine Zelle gröfser, dotterreicher und unbeweglich, die andere dagegen kleiner und beweglicher wird. Hiermit hängt dann in selbstverständlicher Weise zusammen, dafs jetzt das ruhende Ei von der schwärmenden Zelle aufgesucht werden mufs. Von den so geschlechtlich differenzierten Zellelementen können wir die Ausdrücke „männlich und weiblich“ auf die in ihnen enthaltenen Kerne übertragen, auch wenn sie an Masse ihrer Substanz einander äquivalent sind. Nur dürfen wir unter der Bezeichnung männlicher und weiblicher Kern nichts anderes verstehen als einen Kern, der von einer männlichen oder von einer weiblichen Zelle abstammt.

2. Geschlechtliche Zeugung und Parthenogenese.

Dafs die geschlechtliche Zeugung bei der Erhaltung des organischen Lebens eine sehr grofse Rolle spielt, läfst sich schon aus ihrer aufserordentlich weiten Verbreitung im ganzen Organismenreich schliefsen. Denn selbst im Lebenscyklus niederster einzelliger Organismen, bei Infusorien, Rhizopoden, Gregarinen, Coccidien, bei niedersten Algen und Pilzen wird sie durch gründliche Untersuchungen immer häufiger nachgewiesen. Worin indessen ihre wesentliche Bedeutung besteht, welche Vorteile sie vor der ungeschlechtlichen Zeugung darbietet, bleibt nach wie vor in tiefes Dunkel gehüllt. Aus gewissen Erscheinungen der Inzucht und der Bastardbefruchtung, verglichen mit der Normalbefruchtung, scheint hervorzugehen, dafs das Zeugungsprodukt am besten gedeiht, wenn die zeugenden Individuen und infolgedessen auch ihre Geschlechtszellen unbedeutend in ihrer Konstitution oder Organisation voneinander verschieden sind. Mit DARWIN könnte man dann den Nutzen der Befruchtung in der „Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen“ erblicken oder mit SPENCER den „Hauptzweck der geschlechtlichen Zeugung darin suchen, eine neue Entwicklung durch Zerstörung des annähernden Gleichgewichts herbeizuführen, auf welchem die Moleküle der elterlichen Organismen angekommen sind“. Doch solche Erklärungen sind so unbestimmter und allgemeiner Art, dafs sie keine besondere Befriedigung gewähren.

Ebenso müssen wir die Antwort auf eine Frage schuldig bleiben, warum in manchen Tierstämmen die geschlechtliche Zeugung für die Erhaltung des Lebens zu einer absoluten Notwendigkeit geworden ist, während in anderen wieder geschlechtliche und ungeschlechtliche Zeugungsweise nebeneinander oder miteinander alternierend auftreten und in manchen Fällen sogar ungeschlechtliche Zeugung allein ausreicht. Besonders rätselhaft aber ist das Vorkommen der Jungfernzeugung oder Parthenogenese im Stamm so hochorganisierter Tiere wie der Arthropoden. Unter Parthenogenese versteht man die Erscheinung, dafs Eizellen, auch ohne befruchtet worden zu sein, sich zu neuen Geschöpfen zu entwickeln imstande sind, wie es bei Aphiden, bei Bienen, bei manchen Krebsarten etc. beobachtet worden ist. Von grofsem Interesse ist ein Unterschied, welcher sich zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern wahrnehmen läfst, wenn auch durch ihn nicht erklärt wird, wodurch in manchen Tierabteilungen die Eier die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung erworben haben und auf welcher Organisation sie beruht. Gewöhnlich nämlich wird bei ihnen nur eine Polzelle gebildet. Die



Bildung der zweiten Polzelle, durch welche bei befruchtungsbedürftigen Eiern die Reduktion der Anlagesubstanz auf die Hälfte bewirkt wird, unterbleibt. Bei der Parthenogenese hat ja eine Reduktion, die eine nachfolgende Befruchtung gewissermafsen voraussetzt, keinen Zweck mehr, und sie unterbleibt, weil das Ei nach seiner Organisation oder nach der Beschaffenheit seiner Anlagesubstanz nicht mehr befruchtungsbedürftig ist.

Als nicht spruchreif ist endlich noch die Frage nach den Ursachen zu bezeichnen, durch welche bei den getrennt geschlechtlichen Tieren die Anlagesubstanz bestimmt wird, hier zur weiblichen, dort zur männlichen Form zu werden. Bei vielen Arten geschieht dies nach einem nur in sehr engen Grenzen schwankenden Zahlenverhältnis, beim Menschen z. B. in der Weise, dafs nach statistischen Berechnungen auf 100 Mädchen 106,3 Knaben geboren werden. Viele haltlose Hypothesen sind bis in jüngste Zeit auf diesem Gebiete, zumal in bezug auf den Menschen, aufgestellt worden.

3. Beobachtungen und Experimente über die Beziehungen der Anlagesubstanz zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes.

Wenn die Präformationstheorie in ihrer alten Fassung auch als beseitigt anzusehen ist, so hat es doch zu keiner Zeit an Versuchen gefehlt, festzustellen, ob es möglich sei, gesetzmäfsige Beziehungen zwischen der Organisation des Keimes am Anfang der Entwicklung und der Organisation des ausgebildeten Geschöpfes ausfindig zu machen. Dafs man bei solchen Bestrebungen sein Augenmerk fast ausschliefslich der Eizelle zuwandte, läfst sich insofern begreifen, weil diese vorwiegend das Baumaterial für den embryonalen Körper liefert, mufs aber, von einem höheren Erkenntnisstandpunkt aus, schon von vornherein zum mindesten als ein einseitiger Versuch bezeichnet werden; denn wie in der Eizelle ist auch im Samenfaden die Anlagesubstanz (Idioplasma) enthalten, so dafs dieselben Fragen, wie an die Eizelle, auch an den Samenfaden zu richten wären. Drei verschiedene Theorien sind in den letzten drei Jahrzehnten über die Beziehungen der Anlagesubstanz zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes aufgestellt worden: 1) die Theorie der organbildenden Keimbezirke, 2) die Mosaik- und Keimplasmatheorie und 3) die Theorie der Biogenesis.

a) Die Theorie der organbildenden Keimbezirke.

Schon mehreren Beobachtern ist es aufgefallen, dafs die ersten Teilebenen,, durch welche das Ei in zwei, vier und acht Zellen zerfällt, bei einzelnen Tierarten mehr oder minder genau mit den drei Hauptebenen übereinstimmen, welche man durch den Körper der bilateralsymmetrischen Tiere hindurchlegt (Nematoden-, Ascidien-, Amphibieneier). In manchen Fällen stimmt die erste, in anderen Fällen wieder die zweite Teilebene mit der Medianebene des werdenden Embryo annähernd überein. Bei manchen Tierarten ist es sogar möglich, noch vor der ersten Teilung dem Ei anzusehen, wie später der Embryo in ihm orientiert sein wird. So wird die Längsachse von ovalen oder längsgestreckten Eiern auch

stets zur Längsachse des Embryo, und zuweilen läfst sich bei ihnen aus kleineren Unterschieden in der Substanzverteilung, in der Pigmentierung und aus anderen Merkmalen bestimmen, an welche Seite der Längsachse das Kopf- und das Schwanzende zu liegen kommen werden, und ferner, welche Flächen des Eies sich zur embryonalen Rücken- und Bauchfläche gestalten werden.

Für das Hühnerei kann man sogar, ohne die Kalkschale zu öffnen, nach einer aus vielen Erfahrungen gezogenen Regel mit grofser Wahrscheinlichkeit angeben, was für eine Lage der sich entwickelnde Embryo einnehmen wird. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, dafs der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryo wird, und in eine vordere, zum Kopfende sich entwickelnde Hälfte. Schon während des Furchungsprozesses zeigen beide Hälften unterscheidende Merkmale. Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man daher gröfsere, hier kleinere und zahlreichere Embryonalzellen.

Aus derartigen Wahrnehmungen und an sie geknüpften Betrachtungen ist die Auffassung entsprungen, dafs „es auf dem Wege rückläufiger Verfolgung gelingen müsse, am befruchteten oder selbst am unbefruchteten Ei, also in einer Periode mangelnder, morphologischer Gliederung, den Ort für die Anlage eines jeden Organs räumlich zu bestimmen“, dafs es organbildende Keimbezirke geben müsse.

Es läfst sich indessen leicht zeigen, dafs die Erscheinungen, welche zum Prinzip der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben, sich in anderer Weise erklären lassen.

Wie schon auf S. 5 u. 33 dargelegt wurde, setzt sich die reife Eizelle, besonders wenn sie eine beträchtliche Gröfse erreicht, aus verschiedenartigen Substanzen von ungleichem spezifischen Gewicht und von sehr verschiedenem Wert für die Lebensprozesse, aus Protoplasma und aus Dottereinschlüssen, zusammen. Schon während ihres Wachstums im Eierstock, hauptsächlich aber während der letzten Stadien der Reife und der Befruchtung werden die verschiedenen Substanzen ihrer Schwere nach im Eiraume ungleich verteilt. Die Eizellen erhalten dadurch eine für die einzelnen Tierklassen eigentümliche Organisation, die man als polare Differenzierung bezeichnet hat. Da infolgedessen ihr Schwerpunkt exzentrisch zu liegen kommt, müssen die Eier, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raume einzunehmen suchen, derart, dafs sie ihre aus leichterer Substanz bestehende Fläche (die animale Polseite) nach oben, die entgegengesetzte, schwerere (vegetative) Fläche nach unten richten.

Aufser dieser polaren Differenzierung bildet sich bei manchen Eizellen zugleich noch eine bilateral-symmetrische Organisation aus, indem die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischen Wert sich zu beiden Seiten einer Symmetrieebene gleichmäfsig verteilen. Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch noch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zu. Alles das sind Eigenschaften, wie sie ebensogut an jeder anderen Zelle, die sich mit Nährmaterialien reich versorgt, eintreten können.

Die in der Form des Eies und in der Differenzierung

seines Inhalts gegebenen Verhältnisse üben nun auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen, am meisten aber auf die ersten Stadien, einen sehr eingreifenden, gewissermafsen richtenden Einflufs aus.

Erstens bestimmen sie die mit einem hohen Grad von Gesetzmäfsigkeit auftretenden Richtungen der ersten Teilebenen der Eizelle. So bildet sich z. B. in einem ovalen Ei die erste Teilebene nach Regeln, die auf S. 33 entwickelt wurden, fast ausnahmslos senkrecht und rechtwinklig zur Längsachse aus und entspricht so einer Querebene des späteren embryonalen Körpers; die zweite Teilebene aber, welche die erste wieder rechwinklig schneiden mufs, fällt mit der Medianebene annähernd zusammen. Bei einer kugeligen, aber bilateral-symmetrisch organisierten Eizelle wird bei der Teilung die Kernspindel gewöhnlich so eingestellt, dafs die erste Teilebene mit der Symmetrieebene zusammenfällt.

In ähnlicher Weise ist zweitens die Form der Eizelle und die verschiedenartige Differenzierung ihres Inhaltes auch bestimmend für besondere Merkmale späterer Embryonalstadien: der Keimblase etc. Denn während des Furchungsprozesses sind die einzigen Stoffteilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Teilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinanderrücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstiefsen. Hiervon abgesehen, wird durch die Zerlegung der grofsen Eizelle in immer kleiner werdende Tochterzellen die von vornherein gegebene räumliche Verteilung der Stoffteile von verschiedener Schwere und von verschiedenem Wert im ganzen wenig geändert. Daher sind die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Dottermaterial, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma. Damit hängt gleichzeitig noch ein Unterschied in ihrer Gröfse zusammen, da protoplasmareiche Zellen sich rascher teilen als protoplasmaärmere; infolgédessen müssen sich verschiedene Bezirke ungleich grofser und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrender Zellen ausbilden.

Wenn nun durch die ersten Entwicklungsprozesse weder die Form des Eies noch auch durch die Zerlegung in immer zahlreichere Zellen die ursprünglich gegebene, ungleiche Verteilung ihrer verschiedenen Substanzen verändert wird, so mufs das ungefurchte Ei und die aus ihr hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Übereinstimmungen aufweisen. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase, ein kugelig polar differenziertes und eventuell bilateral-symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe Symmetrie- und Gleichgewichtsebene besitzen, da es für dieses Verhältnis gleichgültig ist, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen grofsen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler Zellen verteilt sind. Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene, ungleiche Massenverteilung ihrer Substanzen mufs naturgemäfs auch wieder auf die nächstanschliefsenden Entwicklungsstadien von Einflufs sein, so dafs es nicht wundernehmen kann, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade gemäfs der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum orientiert zeigen.

In diesem Sinne läfst sich das eben befruchtete Ei gewissermafsen als eine Form bezeichnen, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen mufs. Hierdurch erklären sich auf die einfachste und naturgemäfseste Weise die Erscheinungen, welche zu der Aufstellung des Prinzips der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben. Sie lassen sich somit nicht mehr als Beweis für die Anschauung verwerten, dafs schon im ungeteilten Ei die Organisation des Embryo in „organbildenden Keimbezirken" angelegt ist. Übrigens läfst sich die Richtigkeit dieses Standpunktes noch auf manchen anderen Wegen erweisen. Man kann mit fein zugeschärfter Nadel die befruchtete Eizelle mancher Tiere anstechen, so dafs ein Teil ihres Inhaltes ausläuft; man kann bei grofsen Eiern (Frosch, Axolotl) auch den Inhalt durcheinanderrühren; es entwickelt sich doch in vielen Fällen ein normaler Embryo; was nicht möglich wäre, wenn das Ei in organbildende Bezirke differenziert wäre.

Aus alledem ergibt sich die Gültigkeit des Lehrsatzes: Das unentwickelte Ei hat keine andere Organisation als die einer Zelle; es ist von der Organisation des aus ihm entstehenden vielzelligen Tierkörpers ebenso verschieden, wie jede andere Zelle des fertigen Tieres. Zellenorganisation und Organisation des vielzelligen Tieres sind keine vergleichbaren Bildungen.

b) Die Mosaiktheorie.

Während das „Prinzip der organbildenden Keimbezirke" die Anlagen in dem Protoplasmakörper der Eizelle räumlich verteilt, geht die Mosaik- und Keimplasmatheorie von der auf S. 48 erörterten Annahme aus, dafs die Kerne der Ei- und Samenzelle die Träger der Anlagesubstanz seien, und dafs diese im Laufe des Entwicklungsprozesses qualitativ ungleich auf die späteren Zellen verteilt werde und hierdurch ihre Verschiedenheiten hervorrufe. Die Auseinanderlegung des Idioplasma in ungleichwertige Anlagekomplexe soll schon mit den ersten Teilungen der Eizelle ihren Anfang nehmen. Demgemäfs wird die Übereinstimmung, welche die drei ersten Furchungsebenen mancher Eier und die drei Hauptebenen des Körpers der bilateral-symmetrischen Tiere in ihrer Richtung mehr oder minder zeigen, dahin interpretiert, dafs durch die ersten Kernteilungen sowohl die verschiedenen Bildungsmaterialien, als auch die differenzierenden und gestaltenden Kräfte für die einzelnen Körperregionen voneinander gesondert worden seien. Wenn man nach der ersten oder zweiten Teilung eine Zelle zerstört, so können nach der Mosaiktheorie die übrig bleibenden sich nur zu einem bestimmten Stück des Embryo entwickeln, da sie nur mit Stoff und Kraft zur Erzeugung eines Teilstücks infolge qualitativ ungleicher Kernteilung ausgestattet und so von vornherein nur für eine ganz bestimmte Aufgabe im Entwicklungsplan spezifiziert sind. Bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln mufs aus dem überlebenden Rest eine linke oder rechte Körperhälfte (Hemiembryo lateralis), bei Zerstörung der zwei vorderen oder der zwei hinteren Teilstücke des Vierzellenstadiums mufs sich eine Schwanzhälfte oder eine Kopf-

hälfte entwickeln (Hemiembryo posterior und anterior) etc. So wird denn der Entwicklungsprozefs der einzelnen Regionen und Organe des Körpers, wie der Name der Theorie besagt, zu einer Mosaikarbeit, da jede Furchungszelle sich unabhängig von der anderen vermöge besonderer, nur ihr zukommender Eigenschaften und Kräfte zu dem, was sie wird, entwickelt.

Hiergegen läfst sich schon von rein theoretischen Gesichtspunkten aus ein schwerwiegender Einwand erheben. Teilung einer Zelle ist Fortpflanzung eines Organismus. Auf dem Wege der Fortpflanzung aber werden, wie das ganze Organismenreich lehrt, die Eigenschaften der Art von einer Generation auf die andere mit grofser Zähigkeit überliefert. Eine heterogene Zeugung, wie man einmal glaubte, d. h. eine Zeugung, bei welcher eine Art unvermittelt plötzlich eine von ihr ganz verschiedene Art hervorbringt, kommt in der ganzen Natur nicht vor. Also kann bei der Teilung einer Zelle ihre Anlagesubstanz und, wenn diese im Kern enthalten ist, die Kernsubstanz nur **erbgleich** geteilt werden. Eine erbungleiche Teilung, wie sie von der Mosaik- und Keimplasmatheorie angenommen wird, ist eine den Tatsachen der Zeugung zuwiderlaufende Annahme.

Die Mosaiktheorie wird aber auch noch direkt durch zwei Reihen von Experimenten widerlegt. Einmal kann man durch äufsere Eingriffe, durch Kompression des Eies in verschiedenen Richtungen seine Form und hierdurch auch den Furchungsprozefs derart abändern, dafs die Teilebenen ganz andere Richtungen als beim normalen Entwicklungsverlauf einschlagen. Infolgedessen werden auch bei jeder Teilung die neu entstandenen Tochterkerne mit ganz verschiedenen Raumteilen von Dottersubstanz in Verbindung gebracht. Trotzdem entstehen auch aus solchen Eiern normale Embryonen mit regelrecht gelagerten Organen, was nicht möglich sein würde, wenn die Mosaiktheorie recht hätte, dafs durch den Furchungsprozefs die einzelnen Embryonalzellen mit qualitativ verschiedenen Kernsubstanzen infolge erbungleicher Teilung ausgerüstet und dadurch zu bestimmten Aufgaben schon im voraus bestimmt oder spezifiziert würden. Denn aus einem „durcheinander gewürfelten Material von Kernen“ müfsten nach jener Theorie die absonderlichsten Mifsbildungen hervorgehen.

Noch überzeugender sind die Ergebnisse einer zweiten Reihe von Experimenten. Durch verschiedene Eingriffe sind die ersten Teilstücke von Eiern geeigneter Tierarten (Echinodermen, Ascidien, Medusen, Amphioxus, Amphibien) entweder ganz oder wenigstens teilweise voneinander getrennt und nach der Trennung für sich weiter gezüchtet worden. Und siehe da, jedes Teilstück entwickelt sich in derselben Weise weiter, wie das ganze Ei sich entwickelt haben würde: nach Ablauf des Furchungsprozesses entsteht eine normale Keimblase, aus dieser eine Gastrula, und aus dieser gehen wieder die folgenden Embryonalformen hervor, die, abgesehen von ihrer geringeren Gröfse, vollkommen den einzelnen Entwicklungsstadien des ganzen Eies gleichen. So zeigt uns Fig. 41 vier nur durch ihre Gröfse unterschiedene Gastrulae von Amphioxus. Von ihnen hat *A* aus einem ganzen Ei, *B* aus einer durch Schütteln getrennten Hälfte des Zweizellenstadiums, *C* aus einem Viertelstück und *D* sogar aus einem Achtelstück des ganzen Eies seinen Ursprung genommen.

Zuweilen kommt es auch vor, dafs durch den Eingriff die Teilstücke nicht vollkommen voneinander isoliert werden. Aus solchen Eiern entstehen dann Doppel- und Mehrfachmifsbildungen, d. h. zwei oder drei Embryonen, welche an dieser oder jener Stelle ihrer Körper bald in gröfserer, bald in geringerer Ausdehnung wie die bekannten siamesischen Zwillinge zusammenhängen.

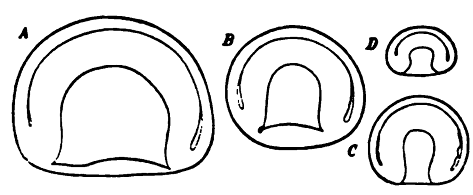


Fig. 41. **Normale und Teilgastrulae von Amphioxus.** Nach Wilson.
A Aus dem ganzen Ei; *B* aus einer einzigen, künstlich isolierten Zelle des zweigeteilten, *C* des viergeteilten, *D* des achtgeteilten Eies gezüchtete Gastrula.

Aus alledem geht hervor, dafs weder „die Theorie der organbildenden Keimbezirke" noch die Mosaik- und Keimplasmatheorie sich aufrecht erhalten lassen, die letzteren nicht, weil durch die successiv sich folgenden erbgleichen Teilungen der befruchteten Eizelle alle Embryonalzellen die Erbmasse oder die Anlage zum Ganzen überliefert erhalten. Jede Embryonalzelle kann sich unter geeigneten Bedingungen, wenn nicht andere Verhältnisse hindernd im Wege stehen, wieder zu einem zusammengesetzten Organismus ihrer Art entwickeln.

Hier setzt mit ihrer Erklärung

c) die Theorie der Biogenesis

ein. Ob sich eine Embryonalzelle nur zu einem Teil eines Embryo oder für sich allein zu einem ganzen Embryo oder zu einem Stück einer Mehrfachbildung entwickelt, hängt von gewissen äufseren Bedingungen, nämlich davon ab, ob sie sich unter dem Einflufs von anderen Embryonalzellen befindet, mit denen sie zu einem zusammengesetzten Ganzen, einem Aggregat, vereint ist, oder ob sie sich, vom Ganzen abgelöst, für sich allein entwickelt.

Wer sich für diese schwierigen und fundamentalen Fragen tiefer interessiert, findet sie im zweiten Buch meiner allgemeinen Anatomie und Physiologie der Zelle und der Gewebe ausführlicher dargestellt und kritisch erörtert.

Fünftes Kapitel.

Die Lehre von den Keimblättern.

Im dritten Kapitel wurde der Verlauf des Teilungsprozesses des Eies bis zur Entstehung der Keimblase verfolgt. Die Embryonalzellen, die auf den Anfangsstadien der Teilung meist locker nebeneinanderliegen, haben sich mit ihren Oberflächen fester und inniger zusammengefügt und so ein Epithel gebildet, wenn wir uns der Einteilung der Gewebe in der Histologie bedienen wollen. In der Entwicklungslehre nennt man die im Anschlufs an den Furchungsprozefs entstehende Epithelmembran ein Keimblatt und fafst das Studium der Veränderungen, die sich an ihm in der nächsten Periode abspielen und den Gegenstand unseres fünften Kapitels ausmachen, unter dem Namen der wichtigen „Keimblätterlehre" zusammen.

Ein neues Prinzip tritt von jetzt in der Entwicklung formbildend in Wirksamkeit, das Prinzip des ungleichen Wachstums, wie wir es mit W. His kurzweg bezeichnen wollen. Während in der abgelaufenen Periode die in raschem Rhythmus sich wiederholende, mehr oder minder gleichmäfsige Vermehrung der Embryonalzellen der hervortretende Charakterzug war, bilden sich jetzt nach ihrem festeren Zusammenschlufs zu einer Epithelmembran oder zu einem Keimblatt in diesem nach einem bestimmten Gesetz verteilte und in bestimmter Weise abgegrenzte Bezirke ungleichen Wachstums aus und werden die Ursache, dafs in dem bis jetzt mehr gleichförmigen Zellenmaterial gröfsere und kleinere Zellenkomplexe voneinander deutlicher unterscheidbar werden, eine besondere, ihnen eigentümliche Form und Lage erhalten und die Anlage besonderer Organe darstellen. Fassen wir daher das wichtige Prinzip des ungleichen Wachstums gleich noch näher in das Auge.

Wenn in einer Zellenmembran die einzelnen Elementarteile sich gleichmäfsig zu teilen fortfahren, so wird entweder eine Verdickung oder eine Gröfsenzunahme der Membran in der Fläche die Folge davon sein. Das erstere tritt ein, wenn die Teilungsebenen der Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das letztere, wenn sie vertikal zu ihr stehen. Bei der Gröfsenzunahme in der Fläche werden die ursprünglich vorhandenen Zellen durch das Einschieben neuer Tochterzellen gleichmäfsig und allmählich auseinandergedrängt, da sie ja weich und dehnbar und nur durch eine weiche Kittsubstanz verbunden sind. Nehmen wir nun an, dafs ein solches Wachstum bei der Keimblase während ihrer weiteren Ent-

wicklung allein stattfände, so könnte nichts anderes aus ihr entstehen, als eine nur immer gröfser und dicker werdende Hohlkugel von Zellen.

Anders gestaltet sich die Wirkung eines ungleichen Flächenwachstums. Wenn in der Mitte einer Membran eine Zellengruppe allein sich zu wiederholten Malen in kurzer Zeit durch vertikale Ebenen teilt, so wird sie plötzlich eine viel gröfsere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird infolgedessen einen energischen Wachstumsdruck auf die Zellen der Umgebung ausüben und sie auseinanderzudrängen versuchen. In diesem Falle aber wird ein Auseinanderweichen der benachbarten Zellen, wie beim langsamen und gleichmäfsig verteilten, interstitiellen Wachstum, nicht möglich sein; denn es wird die sich passiv verhaltende Umgebung gleichsam einen festen Rahmen, wie His sich ausgedrückt hat, um den sich dehnenden Teil bilden, der infolge beschleunigten Wachstums eine gröfsere Oberfläche für sich beansprucht. Er mufs sich mithin in anderer Weise Platz schaffen und seine Oberfläche dadurch vergröfsern, dafs er aus dem Niveau des passiven Teils nach der einen oder anderen Richtung heraustritt und eine Falte hervorruft. Letztere wird sich noch weiter vergröfsern und über das ursprüngliche Niveau weiter erheben, wenn die lebhafteren Zellteilungsprozesse in ihr andauern. So ist jetzt durch ungleiches Wachstum aus der ursprünglich gleichartigen Zellenmembran ein neuer, für sich unterscheidbarer Teil oder ein besonderes Organ entstanden.

An dem die Keimblasenwand bildenden Keimblatt, sowie an allen späteren, von ihm sich ableitenden Epithelmembranen sind zwei verschiedene Flächen zu unterscheiden, eine innere, der Keimhöhle zugekehrte Oberfläche oder die Basis des Epithels und eine nach aufsen gerichtete, freie Oberfläche. Natürlich können die durch beschleunigtes Wachstum in Wucherung geratenen Zellgruppen sich entweder in dieser oder in jener Richtung Platz schaffen. Treten sie an der Basalseite des Epithels aus dem Niveau der übrigen heraus, so bezeichnet man den Vorgang in der Entwicklungsgeschichte als eine Einstülpung oder Invagination; geschieht das Wachstum dagegen über die freie Oberfläche hinaus, so haben wir es mit einer Ausstülpung zu tun. Die Ein- und Ausstülpungen können die verschiedensten Formen und Dimensionen annehmen und eine Fülle von Gestalten erzeugen, zumal an jedem hervorwachsenden, besonderen Teil infolge ungleichen Wachstums immer wieder neue Strecken, die lebhafter als ihre Umgebung wuchern, entstehen können.

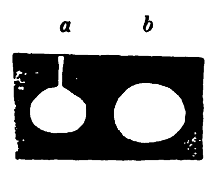


Fig. 42. **Schema der Bildung des Hörbläschens.** *a* Hörgrübchen, *b* Hörbläschen, das durch Abschnürung entstanden ist und mit dem äufseren Keimblatt noch durch einen soliden Epithelstiel zusammenhängt.

Durch Einstülpung bilden sich im Laufe der Entwicklung aus den Keimblättern Säcke (Fig. 42) oder, wenn das Wachstum in der Längsrichtung immer weiter vor sich geht, Schläuche, Röhren und Kanäle (Fig. 43). Indem letztere wieder bald hier, bald da seitliche Röhren treiben, können schliefslich auf das reichste baumförmig verzweigte Kanalsysteme zustande kommen. Wenn ferner die Einstülpung an der Epithelmembran längs einer Linie auftritt, sehen wir eine Rinne sich bilden.

Nicht minder wichtig für die tierische Formenbildung sind die von der freien Fläche aus erfolgenden Ausstülpungsprozesse, die ebenfalls sehr mannigfacher Art werden können (Fig. 44). Bei Wucherung eines kleinen, kreisförmigen Bezirks einer Zellenmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, verschieden gestaltete Papillen oder Zotten; und wie Röhren zu einem verzweigten Röhrensystem werden, so können auch wieder die Zotten, indem lokale Wucherungen an ihnen das Hervorsprossen von Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen, sich in die kompliziertesten Zotten-

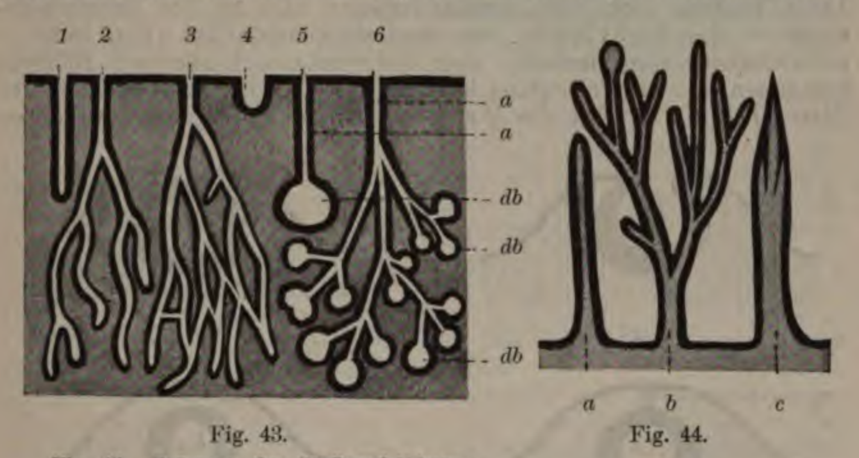


Fig. 43. Fig. 44.

Fig. 43. **Schema der Drüsenbildung.**
1 Einfache tubulöse Drüse, *2* verzweigte tubulöse Drüse, *3* verzweigte tubulöse Drüse mit netzförmigen Verbindungen; *4* u. *5* einfache alveoläre Drüse, *a* Ausführgang, *db* Drüsenbläschen; *6* verzweigte alveoläre Drüse.

Fig. 44. **Schema der Papillen- und Zottenbildung.**
a Einfache Papille, *b* verästelte Papille oder Zottenbüschel, *c* einfache Papille, deren Bindegewebsgrundstock in drei Spitzen ausläuft.

büschel umwandeln. Wenn die Ausstülpung längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rande nach aufsen gerichtete Kämme oder Faltenblätter.

Fast alle embryonalen Vorgänge, mit denen wir uns auf den folgenden Blättern bekannt zu machen haben, beruhen auf solchen, in der verschiedensten Weise erfolgenden Aus- und Einstülpungen. Dadurch erhält das embryonale Zellenmaterial auf kleinem Raum eine sehr beträchtliche Oberflächenentwicklung und eine Sonderung in zahlreiche Bezirke. Aus einfachen Keimblasen gehen so schliefslich die kompliziertesten Formgebilde hervor, die zahllosen verschiedenen Arten der wirbellosen Tiere und Wirbeltiere. Vom Standpunkt des Embryologen aus lassen sich dieselben definieren als Körper, aufgebaut aus Epithellamellen, die durch häufig wiederholte und nach einem bestimmten Plan und in bestimmter Folge ausgeführte Ein- und Ausstülpungen und Faltenbildungen der verschiedensten Art eine verwickelte äufsere Fläche und ein noch komplizierteres inneres Höhlensystem gewonnen haben.

Zu dem eben kurz erläuterten Hauptmittel tierischer Formbildung gesellen sich noch einige andere Hilfsmittel von mehr untergeordneter Bedeutung: 1) Verschmelzung und Trennung von Epithel-

lamellen und 2) Bildung eines Zwischengewebes oder Mesenchyms zwischen den epithelialen Grenzblättern.

Verschmelzungs- und Trennungsprozesse greifen in die Entwicklung der verschiedensten Organe mit ein; dadurch werden rinnenförmige Einsenkungen zu Röhren, Grübchen und Schläuche werden zu Bläschen und abgeschlossenen Säcken. Immer bietet sich dabei dem Beobachter ein ähnlicher Hergang dar (Fig. 45—48). Die Faltenränder (Fig. 45 *f*), welche eine rinnenförmige Einstülpung (*Ri*) begrenzen, wachsen einander so lange entgegen, bis sie sich längs einer Linie treffen, sich fest aneinanderlegen und an der Berührungsstelle — der Nahtlinie, wie man sie genannt hat (Fig. 46 *n*) — untereinander verschmelzen. Jede Falte setzt sich aus zwei Blättern zusammen, die am Faltenrand ineinander umbiegen, aus einem inneren Blatt (Fig. 45 *i*), das die Wand der Rinne bildet, und aus einem

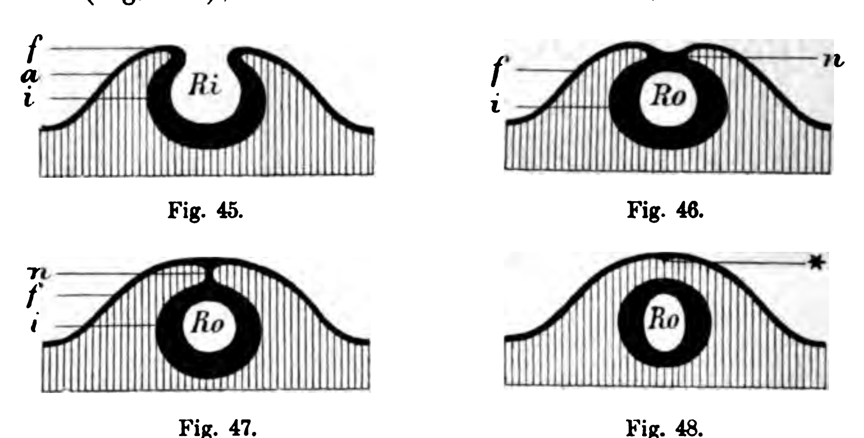


Fig. 45. Fig. 46.

Fig. 47. Fig. 48.

Fig. 45—48. **Vier Schemata, um die Umwandlung einer rinnenförmigen Anlage zu einem Rohr, die dabei stattfindende Nahtbildung und Abschnürung zu erläutern.**

Ri Rinne im Querschnitt, *Ro* Rohr im Querschnitt, *a* äufseres, *i* inneres Blatt der Falte des äufseren Keimblattes, *f* Firste der Falte, an welcher äufseres in inneres Faltenblatt umbiegt, *n* Naht der linken mit der rechten Firste, * Rest der Nahtstelle am äufseren Keimblatt.

äufseren Blatt (*a*), das auf die Körperoberfläche sich fortsetzt und am Faltenrand in das erstere umbiegt. Längs der Nahtlinie (Fig. 46 *n*) geht nun die Verwachsung der Faltenränder in der Weise vor sich, dafs sich die gleichnamigen Blätter der linken und der rechten Seite — also äufseres mit äufserem und inneres mit innerem Blatt — verbinden. So kommt ein breiter intermediärer Substanzstreifen (*n*) zustande, in dessen Länge das durch Verwachsung der Rinnenränder entstandene Rohr noch fest mit der äufseren epithelialen Begrenzungsschicht des Körpers zusammenhängt. Im weiteren Verlauf findet dann noch eine vollständige Trennung statt dadurch, dafs der anfangs breite intermediäre Substanzstreifen (Fig. 47 *n*) schmäler wird und schliefslich durchreifst (Fig. 48), wobei ein Teil von ihm sich dem äufseren Blatt (*), der andere Teil der Wand des Rohres anschliefst. So greifen bei der Nahtbildung Verschmelzungs- und Trennungsprozesse fast gleichzeitig ineinander, ein Vorgang, der sich auch bei anderen Einstülpungen vielfach wiederholt. Wenn z. B. ein Grübchen

(Fig. 42) durch Vorwachsen und Verschmelzen der Einstülpungsränder sich zu einem Bläschen schliefst, so bleibt dies an der Verwachsungsstelle vorübergehend mit dem äufseren Epithelblatt ebenfalls durch einen intermediären Substanzstreifen — einen Stiel — in Zusammenhang. Auch hier tritt dann im weiteren Verlauf eine Abtrennung oder, wie der Terminus technicus gewöhnlich heifst, eine Abschnürung ein, indem der Stiel des Bläschens sich verschmälert und zuletzt durchreifst. In dieser Weise werden zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung aus den epithelialen Grenzlamellen, wenn sich noch „Abschnürung" zur Einstülpung hinzugesellt, allseitig geschlossene und in die Tiefe unter die Oberfläche versenkte, röhrenförmige und bläschenförmige Organe gebildet, wie Nervenrohr, Ohrlabyrinth, Auge, Schilddrüse etc.

Der Verschmelzungsprozefs zwischen den Berührungspunkten epithelialer Gebilde gestattet indessen noch mehrere weitere Variationen. Von Epithelröhren, die in reichem Mafse baumförmig verästelt sind, können Seitenzweige, wo sie sich treffen, sich aneinanderlegen und an den Berührungspunkten verschmelzen, was bei manchen Arten von zusammengesetzten tubulösen Drüsen geschieht (Fig. 43 s). Indem an der Verlötungsstelle die zentral gelegenen Zellen auseinanderweichen, treten die Röhrchen in offene Verbindung miteinander. Aus einem baumförmig verästelten kann so allmählich ein netzförmiges Röhrensystem hervorgehen (Fig. 43 s). Die Verwachsung kann endlich noch in gröfserer Ausdehnung stattfinden, wenn die einander zugewandten Flächen einer eingestülpten Membran sich mehr oder minder vollständig fest aneinanderlegen und sich so verbinden, dafs sie eine einzige Zellenmembran herstellen. Solches geschieht z. B. beim Verschlufs der embryonalen Kiemenspalten, bei der Bildung der drei halbzirkelförmigen Kanäle des Gehörorgans oder bei der Verlötung der sich berührenden Flächen seröser Höhlen.

Ein weiterer, für die embryonale Gestaltung sehr wichtiger Prozefs, welcher wegen seiner Eigenart von den Faltungen epithelialer Lamellen für sich als etwas Besonderes unterschieden werden mufs, ist die Bildung eines **Zwischengewebes oder Mesenchyms.** Mesenchym entsteht dadurch, dafs von der Basalfläche der Epithellamellen in die zwischen ihnen gelegenen Räume und Spalten, welche von der Keimblasenhöhle abstammen, eine sehr wasserreiche, gallertige Grundsubstanz abgeschieden wird, und dafs dann aus bestimmten Bezirken der Keimblätter einzelne Zellen einwandern, welche aus dem epithelialen Verbande sich frei und selbständig machen. Bei den einzelnen Tierstämmen wird das Mesenchym zu sehr verschiedenen Zeiten der embryonalen Entwicklung gebildet, bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Keimblasenstadium (Fig. 49 *A*). Es wird bei ihnen zuerst in den Hohlraum der Keimblase (*A*) eine homogene, weiche Substanz, der Gallertkern (*s.c.*), von den Epithelzellen ausgeschieden. In ihn wandern dann aus einem kleinen Bezirk des Epithels mehrere Zellen (Fig. 49 *B ms*) ein, indem sie ihren epithelialen Charakter verlieren und nach Art von Lymphkörperchen Fortsätze ausstrecken. Sie verbreiten sich bald als Wanderzellen überall in der Gallerte. Bei den Wirbeltieren geschieht die Mesenchymbildung erst auf späteren Stadien, wenn schon die Zahl der Keimblätter sich durch Faltenbildung auf zwei und vier erhöht hat.

Da wir unter einem Keimblatt nach unserer oben gegebenen Definition eine Lage von epithelial angeordneten, eine Oberfläche be-

grenzenden Embryonalzellen verstehen, mufs das in histologischer Hinsicht so grundverschiedene Gallertgewebe von den Keimblättern als etwas Besonderes unterschieden werden.

Einmal gebildet, wächst das Mesenchym als selbständiges Gewebe weiter, indem die auf einem bestimmten Entwicklungsstadium zuerst in die Gallerte eingewanderten Zellen, die man auch die Mesenchymkeime nennen kann, sich durch Teilung ununterbrochen vervielfältigen. Bei seinem Wachstum dringt es in alle Lücken hinein, welche entstehen, wenn die beiden Grenzblätter durch Faltenbildung und Ausstülpung die kompliziertesten Formen annehmen; es gibt überall eine Unterlage und Stütze für die aufliegenden Epithelzellen

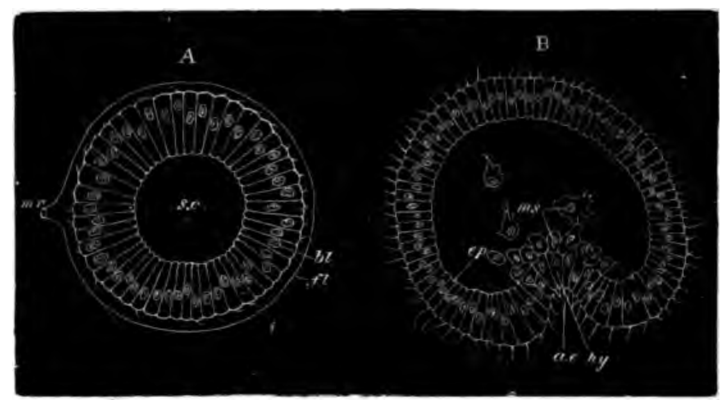


Fig. 49. **Zwei Entwicklungsstadien von Holothuria tubulosa, im optischen Querschnitt.** (Nach Selenka.)
A Keimblase am Ende der Furchung. *B* Gastrulastadium.
mr Mikropyle, *fl* Chorion, *s.c* Furchungshöhle, in welche frühzeitig Gallerte als Gallertkern abgeschieden wird, *bl* Keimblatt (Blastoderm); *ep* äufseres, *hy* inneres Keimblatt, *ms* vom inneren Keimblatt abstammende, amöboide Zellen, *ae* Urdarm.

ab. Hierbei können einzelne Mesenchymzellen auch ihren ursprünglichen histologischen Charakter als einfache Ernährungszellen der Zwischensubstanz verändern. Indem sie hier und da auf ihrer Oberfläche kontraktile Substanz abscheiden, werden sie, wie bei manchen Tierstämmen gut zu beobachten ist, zu glatten Muskelzellen.

In unserer allgemeinen Übersicht über die jetzt folgenden Stadien der Entwicklung ist neben dem Prinzip des ungleichen Wachstums als ein zweites Entwicklungsprinzip von fundamentaler Bedeutung noch die physiologische Arbeitsteilung und die mit ihr zusammenhängende histologische Differenzierung zu besprechen. In demselben Mafse, als die immer zahlreicher werdenden Embryonalzellen räumlich in einzelne Gruppen und Bezirke verteilt werden, nehmen sie allmählich auch ein verschiedenes Aussehen an; sie gehen, wie man sich ausdrückt, eine histologische Differenzierung ein; dort werden sie zu Drüsenzellen, hier zu Muskelzellen umgewandelt, andere differenzieren sich zu Nerven- und Sinneszellen, andere zu Geschlechtszellen etc.; die in gleicher Art differenzierten Zellen liegen meist gruppenweise zusammen und stellen ein besonderes Gewebe dar.

In der histologischen Differenzierung, die sich während der Entwicklung allmählich vollzieht, findet eine im Aggregat der ursprünglich

gleichen Embryonalzellen eintretende physiologische Arbeitsteilung einen für uns sichtbaren Ausdruck. Um dies zu verstehen, müssen wir im Auge behalten, dafs sich das Leben aller organischen Körper in einer Summe verschiedener Verrichtungen oder Funktionen äufsert. Die Organismen nehmen Stoffe von aufsen in sich auf, wobei sie das Brauchbare ihrem Körper einverleiben und das Unbrauchbare entfernen (Funktion der Ernährung und des Stoffwechsels); sie können die Form ihres Körpers durch Zusammenziehung und Ausdehnung verändern (Funktion der Bewegung); sie sind in der Lage, auf äufsere Reize zu reagieren (Funktion der Erregbarkeit); sie besitzen endlich die Fähigkeit, neue Gebilde ihresgleichen zu erzeugen (Funktion der Fortpflanzung). Bei den niedersten vielzelligen Organismen verrichten noch alle einzelnen Teile in gleicher Weise die aufgeführten, für das organische Leben notwendigen Funktionen; je höher ausgebildet aber ein Organismus wird, um so mehr sehen wir, dafs seine einzelnen Zellen sich in die Aufgaben des Lebens teilen, dafs einige vorzugsweise das Geschäft der Ernährung, andere der Bewegung, andere der Reizbarkeit und wieder andere das Geschäft der Fortpflanzung übernehmen, und dafs mit dieser Arbeitsteilung zugleich ein höherer Grad der Vollkommenheit, mit welcher die einzelnen Funktionen ausgeführt werden, verbunden ist. Zur Verrichtung einer besonderen Arbeitsleistung bildet sich jede Zelle, gleichsam wie ein selbsttätiger Werkmeister, auch ihre besonderen Arbeitsinstrumente aus, Intercellularsubstanzen, wo es zu stützen und Organe miteinander zu verbinden gilt, kontraktile Fibrillen zu energischer Bewegung, Leitungsbahnen zur Reizfortpflanzung etc. So werden die Embryonalzellen zu den mannigfachen Arten von Gewebszellen.

Das weitere Studium der Entwicklungsgeschichte umfafst also, wie die einleitenden Betrachtungen gelehrt haben, zwei Seiten: die eine Seite ist das Studium der Formbildung, die zweite das Studium der histologischen Differenzierung. Bei den höheren Organismen vollzieht sich die Formbildung hauptsächlich in den Anfangsstadien, die histologische Differenzierung in den Endstadien der Entwicklung.

Da die Lehre von den Keimblättern eines der schwierigsten Kapitel der Entwicklungslehre und zur Zeit noch reich an widersprechenden Beobachtungen und Deutungen ist, so mufs hier besonders daran erinnert werden, dafs in den „Elementen“ es nur darauf ankommen kann, die Punkte, in denen unserer Ansicht nach das Wesen der Keimblattbildung bei den Wirbeltieren beruht, in das rechte Licht zu setzen.

Zur besseren Orientierung über die weiteren Geschehnisse sei gleich vorausgeschickt, dafs der Prozefs der Keimblattbildung sich in zwei Phasen zerlegen läfst. In der ersten Phase geht aus der Keimblase eine sehr charakteristische Embryonalform hervor, die Gastrula oder Darmlarve, deren Leibeswand aus zwei Keimblättern aufgebaut ist. Ihre Entstehung wird als Gastrulation bezeichnet. Noch ehe diese ganz zu Ende geführt ist, beginnt schon die zweite Phase, in manchen Fällen früher, in anderen später einzutreten; zwischen die beiden ersten Keimblätter schieben sich noch zwei weitere, die sogenannten mittleren hinein. In der ersten Phase wird also der Keim

zwei-, in der nächsten dann vierblätterig. Die Art und Weise, wie sich beide Prozesse abspielen, zeigt in den einzelnen Wirbeltierklassen je nach der ersten Organisation des Eies, von welcher ja wieder die besondere Art des Furchungsprozesses und die besondere Beschaffenheit der Keimblase bedingt wird, gleichfalls sehr tiefgreifende Modifikationen. Wir beginnen mit den einfacheren Verhältnissen, die beim Amphioxus und bei den Amphibien beobachtet werden, und gehen dann zu den schwerer zu verstehenden Befunden über, welche Fische, Reptilien, Vögel und Säugetiere darbieten.

1. Die Keimblattbildung beim Amphioxus.

Wie schon früher gezeigt wurde, wird beim Amphioxus die Keimblase von Cylinderzellen begrenzt, die zu einem einschichtigen Epithel fest zusammenschliefsen (Fig. 50). An einer Stelle, welche als vegetativer Pol (*VP*) bezeichnet werden kann, sind die Zellen (*vz*) etwas

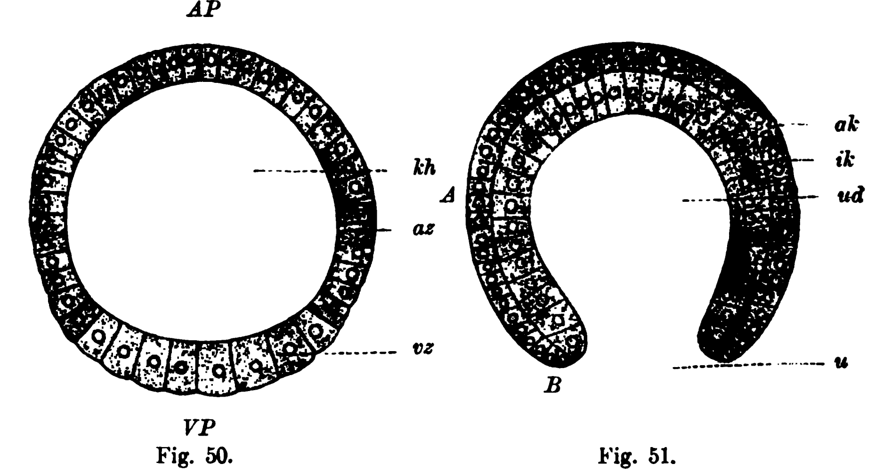


Fig. 50. Fig. 51.

Fig. 50. **Keimblase des Amphioxus lanceolatus.** Nach HATSCHEK. *kh* Keimblasenhöhle, *az* animale, *vz* vegetative Zellen. *AP* animaler, *VP* vegetativer Pol.

Fig. 51. **Gastrula des Amphioxus lanceolatus.** Nach HATSCHEK. *ak* äufseres Keimblatt, *ik* inneres Keimblatt, *u* Urmund, *ud* Urdarm.

gröfser und durch eingelagerte Dotterkörnchen trüber. An dieser Stelle nimmt der Prozefs der Gastrulabildung seinen Anfang. Die vegetative Fläche beginnt sich zunächst abzuflachen und nach der Mitte der Kugel einzubuchten. Dann wird die Grube tiefer und tiefer, während die Keimblasenhöhle in demselben Mafse sich verkleinert. Schliefslich legt sich der eingestülpte Teil (Fig. 51 *ik*) unter vollständiger Verdrängung der Binnenhöhle an die Innenfläche des entgegengesetzten, nicht eingestülpten Teiles *ak* der Keimblase an. Als Endresultat ist aus der Kugel mit einfacher Wand ein becherförmiger Keim mit doppelten Wandungen, die Gastrula, entstanden.

Die neu gebildete Höhle, welche sich von der Einstülpung herleitet und nicht mit der Keimblasenhöhle, welche durch sie verdrängt worden ist, verwechselt werden darf, ist der Urdarm (*ud*), ihre Öffnung nach aufsen der Urmund (*u*). Urdarm und Urmund sind

nicht dem Darmrohr und dem Munde des ausgewachsenen Tieres gleichwertig. Zwar liefert der erstere die Grundlage zum Darmrohr, läfst aber aufser ihm noch eine Anzahl anderer Organe, wie die spätere Brust- und Leibeshöhle, aus sich hervorgehen. Die zukünftige Bestimmung des Hohlraumes wird daher besser durch die Bezeichnung „Darmleibeshöhle oder Coelenteron" ausgedrückt. Der Urmund endlich ist bei den Wirbeltieren nur ein vergängliches Gebilde; er schliefst sich später und verschwindet mit Ausnahme eines Restes, der zum After wird, während der bleibende oder sekundäre Mund ganz neu gebildet wird.

Die beiden Zellenschichten des Bechers, welche am Rande des Urmundes ineinander umbiegen, heifsen die beiden primären Keimblätter und werden nach ihrer Lage als das äufsere (*ak*) und als das innere (*ik*) unterschieden. Während bei der Keimblase die einzelnen Zellen voneinander noch wenig verschieden sind, beginnt mit dem Prozefs der Gastrulabildung sich eine Arbeitsteilung zwischen den beiden Keimblättern geltend zu machen, was bei den frei herumschwimmenden Larven wirbelloser Tiere zu erkennen ist. Das äufsere Keimblatt (*ak*) (auch Ektoblast oder Ektoderm genannt) dient als Körperbedeckung, ist zugleich Organ der Empfindung und vermittelt in dem Falle, wo sich Flimmern auf den Zellen entwickeln, wie beim Amphioxus, die Fortbewegung. Das innere Keimblatt (*ik*) (Entoblast oder Entoderm) kleidet die Darmleibeshöhle aus und besorgt die Nahrungsaufnahme. Beide Zellschichten stehen somit in einem Gegensatz zueinander in Hinblick sowohl auf ihre Lage. als auch auf ihre Funktion, da eine jede eine besondere Aufgabe übernommen hat. In dieser Hinsicht sind sie von C. E. v. Baer als die beiden Ur- und Primitivorgane des tierischen Körpers bezeichnet worden. Auf jedes von ihnen ist eine ganz bestimmte Summe der definitiven Organe des Körpers zurückzuführen: Das äufsere Keimblatt liefert den epithelialen Überzug des Körpers, die Epidermis mit Drüsen und Haaren, die Anlage des Nervensystems und die funktionell wichtigsten Teile der Sinnesorgane; deswegen legten ihm die älteren Embryologen den Namen des Hautsinnesblattes bei. Das innere Keimblatt dagegen wandelt sich in die übrigen Organe des Körpers um, in den Darm mit den Drüsen, in die Leibeshöhle, in die Muskeln etc.; es sondert sich demnach in die weitaus überwiegende Masse des Körpers und hat während der Entwicklung die meisten und einschneidendsten Metamorphosen durchzumachen.

Am Anfang hat die Gastrula vom Amphioxus die Form einer flachen, ovalen Schüssel, welche man aus Fig. 51 leicht herstellen kann, wenn man sich die zwischen *A* und *B* gelegene Strecke der Becherwand entfernt denkt. Ebenso ist der Urmund oval und ansehnlich weit, wird aber bald enger und enger und stellt schliefslich ein ganz kleines, unscheinbares Loch dar. Als solches erhält er sich längere Zeit und wird, während der Embryo stark in die Länge zu wachsen beginnt, immer an seinem hinteren Ende vorgefunden, wo er an der Rückenfläche frei ausmündet.

Wie der Verschlufs des Urmundes zustande kommt, ist eine seit mehreren Jahren lebhaft diskutierte Frage. Namentlich handelt es sich darum, zu entscheiden, ob er konzentrisch oder exzentrisch erfolgt.

Konzentrisch ist der Verschlufs, wenn sich der Urmundrand in seinem ganzen Umfang gleichmäfsig zusammenzieht, so dafs die

spätere kleine Öffnung etwa der Mitte der ursprünglichen Ausdehnung entspricht. Mit der Bezeichnung eines exzentrisch erfolgenden Urmundschlusses dagegen verbindet man die folgende Vorstellung:

Die Verkleinerung des weiten Urmundes geht von einer ganz bestimmten Stelle aus, welche dem Kopfende des späteren Embryo entspricht. Die links und rechts hiervon gelegenen Zellen des Randes, an welchem sich das äufsere in das innere Keimblatt umschlägt, wachsen einander entgegen und vereinigen sich allmählich in einer Linie, welche mit der Medianebene des Embryo zusammenfällt. Es schliefst sich also der Urmund von vorn nach hinten bis auf einen kleinen Rest, welcher sein hinterster oder kaudaler Abschnitt ist. In Fig. 51 z. B. ist nach dieser Theorie die Verkleinerung des Urmundes dadurch zustande gekommen, dafs sich die zwischen *A* und *B* gelegene Strecke der Becherwand in der angegebenen Weise neu gebildet hat. Durch Verwachsung (Konkrescenz) des Urmundrandes entsteht die Rückengegend des Embryo, aus welcher sich Chorda, Nervenrohr und Ursegmente entwickeln. Es liegt auf der Hand, dafs, je nachdem man einen konzentrischen oder einen exzentrischen Verschlufs des Urmundes annimmt, die Achsen der Gastrula zu den späteren Hauptachsen des wurmförmig gewordenen Embryo eine sehr verschiedene Orientierung erhalten.

Eine Entscheidung über die aufgeworfene Frage ist beim Amphioxus sehr schwer zu treffen, doch liegt bei den übrigen Wirbeltieren eine Reihe von Tatsachen vor, welche sich zu Gunsten eines exzentrisch erfolgenden Urmundschlusses verwerten lassen.

Nach Beendigung der Gastrulation treten beim Amphioxus wie bei allen übrigen Wirbeltieren gleichzeitig Veränderungen an mehreren Stellen des Körpers ein, deren Betrachtung, da die Prozesse auf das unmittelbarste ineinandergreifen, nicht getrennt für sich vorgenommen werden kann. Vier neue Hauptorgane des Wirbeltierkörpers werden jetzt angelegt: 1) die beiden mittleren Keimblätter, welche die Leibeshöhle zwischen sich einschliefsen, 2) das Darmdrüsenblatt, welches den sekundären Darm der Wirbeltiere auskleidet, 3) die Grundlage des Achsenskeletts, die Chorda dorsalis oder die Rückensaite, 4) das centrale Nervensystem. Während das letztere aus dem Hautsinnesblatt stammt, nehmen die drei übrigen aus dem primären inneren Keimblatt ihren Ursprung.

Die Anlage des Centralnervensystems entsteht in der Weise, dafs die Zellen des äufseren Keimblattes in der Rückengegend (Fig. 52 *mp*) entsprechend einem Streifen, welcher meiner Ansicht nach durch Verschmelzung des Urmundrandes gebildet ist, an Höhe zunehmen, zu langen Cylindern werden und sich als Medullar- oder Nervenplatte (*mp*) abgrenzen lassen. Durch Einfaltung geht hierauf aus ihr eine Rinne hervor, welche die Decke des Urdarms als Leiste (*ch*) nach abwärts drängt.

Dann findet an den Stellen, wo die Ränder der Rinne in den kleinzelligen Teil des äufseren Keimblattes oder in das Hornblatt (*hb*) übergehen, eine Kontinuitätstrennung statt, und es wächst nun das Hornblatt von beiden Seiten über die gekrümmte Nervenplatte herüber, bis seine beiden Hälften sich in der Mittellinie treffen und verschmelzen. So entsteht am Rücken des Embryo (Fig. 53 u. 54) ein Kanal, dessen untere Wand von der gekrümmten Medullarplatte (*mp*), dessen obere Wand von der darüber gewachsenen Epidermis (*ak*)

hergestellt wird. Erst auf einem späteren Stadium wandelt sich beim Amphioxus die unter der Epidermis gelegene Medullarplatte, indem ihre Ränder sich zusammenneigen und verwachsen, zu einem Nervenrohr um (Fig. 55 *n*). Die sich differenzierende Anlage des Nervensystems erstreckt sich so weit auf das hintere Ende des Embryo, dafs der hier gelegene Rest des Urmundes noch in ihr Bereich fällt und bei dem Verschlufs des Nervenrohres in sein hinteres Ende mit aufgenommen wird. Auf diese Weise geschieht es, dafs jetzt Nervenrohr und Darmrohr am hinteren Ende des Embryo kontinuierlich durch Vermittlung des Urmundes ineinander übergehen (Fig. 56 *cn*) und zusammen einen aus zwei Schenkeln bestehenden Kanal bilden, dessen Form sich einem Heber vergleichen läfst. Der obere, das Nervenrohr darstellende Schenkel mündet am vorderen Ende eine Zeitlang nach aufsen. Die Umbiegungsstelle der beiden Schenkel des Hebers oder der Urmundteil, welcher die Verbindung zwischen Nervenrohr und

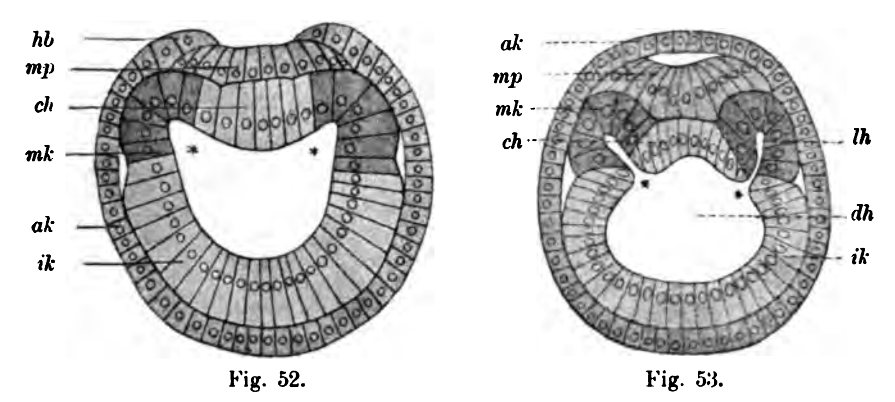


Fig. 52. Fig. 53.

Fig. 52. **Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, bei welchem sich das erste Ursegment bildet.** Nach HATSCHEK.

ak, *ik*, *mk* äufseres, inneres, mittleres Keimblatt, *hb* Hornblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, * Ausstülpung der Urdarmhöhle.

Fig. 53. **Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, an welchem das fünfte Ursegment in Bildung begriffen ist.** Nach HATSCHEK.

ak, *ik*, *mk* äufseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Darmrohr vermittelt, heifst Canalis neurentericus (Fig. 56 *cn*), eine Bildung, welche uns auch in der Entwicklung der übrigen Wirbeltiere wieder begegnen wird.

Mit dem Nervenrohr entwickeln sich gleichzeitig die beiden mittleren Keimblätter und die Chorda dorsalis (Fig. 52 u. 53). Am vorderen Ende des Embryo entstehen an der Decke des Urdarms dicht beieinander zwei kleine Ausstülpungen, die Leibessäcke (*mk*), welche zu beiden Seiten der gekrümmten Medullarrinne nach oben und seitwärts wachsen. Sie vergröfsern sich langsam dadurch, dafs sich der Ausstülpungsprozefs vom vorderen auf das hintere Ende der Larve fortsetzt und schliefslich den Urmund erreicht. Die zwischen ihnen befindliche schmale, sie trennende, von den zwei Sternen * begrenzte Strecke der Urdarmwandung, welche unter der Mitte der Medullarrinne gelegen ist, stellt die Anlage der Chorda (*ch*) dar.

Das primäre innere Keimblatt hat sich also jetzt in drei verschiedene Teile gesondert: 1) in die Chordaanlage (*ch*), 2) **in die Zellen** (*mk*), **welche die beiden Leibessäcke** (*lh*) **auskleiden und das mittlere Keimblatt darstellen, und** 3) **in den übrig bleibenden Teil, welcher, zur Umgrenzung des späteren Darmes** (*dh*) **bestimmt, nunmehr als Darmdrüsenblatt** (*ik*) **zu bezeichnen ist.**

Die sich anschliefsenden Entwicklungsprozesse haben den Zweck, die noch zusammenhängenden Teile durch Abschnürung und Verwachsung voneinander zu isolieren und gesonderte Hohlräume zu bilden. Die Abschnürungsprozesse beginnen am vorderen Ende des Embryo und setzen sich von hier nach dem offenen Rest des Urmundes fort. Zuerst vertiefen sich die Leibessäcke (Fig. 53 *lh*) und verlieren den Zusammenhang mit dem übrigen Hohlraum (*dh*), indem sich die ihren Eingang begrenzenden Zellen dicht aneinanderlegen (Fig. 54). Dadurch grenzt der Rand des Darmdrüsenblattes (*ik*) unmittelbar an

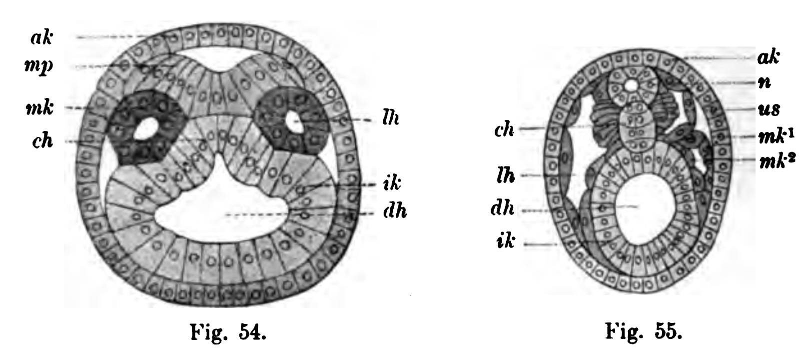


Fig. 54. Fig. 55.

Fig. 54. **Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf wohl ausgebildeten Ursegmenten.** Nach HATSCHEK.
ak, *ik*, *mk* äufseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 55. **Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryo mit elf Ursegmenten.** Nach HATSCHEK.
ak, *ik*, *mk* äufseres, inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *us* Ursegment, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

den Rand der Chordaanlage (*ch*). Letztere ist mittlerweile auch Veränderungen eingegangen; die plattenförmige Anlage hat sich durch Erhebung ihrer Seitenränder so gekrümmt, dafs eine tiefe, nach abwärts geöffnete Chordarinne entstanden ist. Später legen sich die Seitenwände der Rinne dicht aneinander und gehen in einen soliden Zellenstab über, der vorübergehend die Decke des sekundären Darmes verschliefsen hilft und an ihr als eine leistenartige Verdickung erscheint. Dann trennt sich (Fig. 55) der Zellenstab (*ch*) von der Darmanlage ab; diese schliefst sich jetzt erst vollständig zu einem Rohr, indem ihre in Fig. 53 mit einem Stern * bezeichneten Ränder unter der Chorda einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen.

Das Endresultat aller dieser Vorgänge zeigt uns der Querschnitt Fig. 55. Der ursprünglich vorhandene Urdarm hat sich in drei Räume gesondert, in den ventral gelegenen, bleibenden Darm (*dh*) und in die

dorsal- und lateralwärts von ihm befindlichen, sich mehr und mehr vergröfsernden beiden Leibessäcke (*lh*). Dazwischen hat sich noch die Chorda (*ch*) eingeschoben, an welche unten der Darm, oben das Nervenrohr (*n*) angrenzt. Die durch Abschnürung vom Urdarm sich sondernden Zellen, die in den Figuren 52—55 dunkler schattiert sind und die Leibeshöhle (*lh*) einschliefsen, bilden das mittlere Keimblatt (*mk*). Sein dem äufseren Keimblatt anliegender Teil (Fig. 55) läfst sich als das parietale Mittelblatt (*mk*[1]), sein an Nervenrohr, Chorda und Darm angrenzender Teil als das viscerale Mittelblatt (*mk*[2]) unterscheiden.

Da der eben dargestellte Sonderungsprozefs, wie schon erwähnt wurde, am vorderen Ende des Embryo beginnt und von hier sich Schritt für Schritt nach dem hinteren Ende langsam ausbreitet, kann man bei Durchmusterung einer Serie von Schnitten die verschiedenen Umbildungsstadien an ein und demselben Objekte verfolgen.

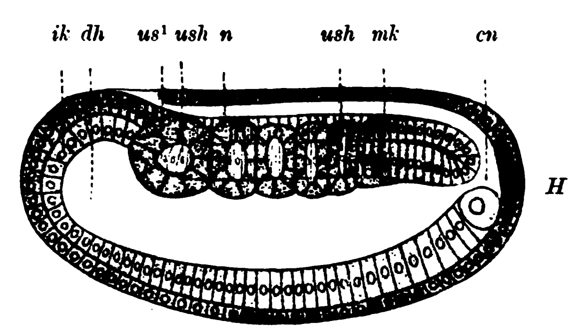


Fig. 56. **Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf Ursegmenten.** Nach Hatschek.
V vorderes, *H* hinteres Ende, *ik*, *mk* inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *us*[1] erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle.

Bei der Beschreibung habe ich die Verhältnisse so dargestellt, als ob zwei einfache Leibessäcke zu beiden Seiten des Darmrohres beim Amphioxus entstanden seien. Indessen sind die Vorgänge komplizierter, da beim Embryo (Fig. 56) die Leibessäcke, während sie sich nach hinten vergröfsern, in ihrem vorderen Abschnitt bereits weitere Veränderungen erleiden und durch abermalige Einfaltungen in einzelne, hintereinander gelegene Abteilungen, in die Ursegmente (*us*), zerfallen. Ich begnüge mich mit diesem Hinweise, da ich aus didaktischen Gründen auf die Entwicklung der Ursegmente erst in einem folgenden Kapitel eingehen werde.

2. Die Keimblattbildung bei den Amphibien.

An der inäqualen Keimblase der Amphibien (Fig. 33) wird der ringförmige Bezirk, an welchem ihre dünne Decke in den dicken Boden übergeht, als die Randzone bezeichnet. An einer kleinen Stelle derselben, welche bei normaler Lage des Eies immer nach abwärts gekehrt ist, beginnt sich eine Einstülpung auszubilden. Bei Betrachtung des Eies von der Oberfläche macht sich eine kleine, scharf begrenzte, sichelförmige, später sich vergröfsernde und dann wie ein Hufeisen gekrümmte Rinne bemerkbar (Fig. 59 *C* u. *A u*), welche auf ihrer einen Seite durch kleine, beim Frosch schwarz pigmentierte Zellen, auf der anderen Seite durch grofse, helle Elemente begrenzt wird. Die Rinne entspricht dem Urmund; denn wie ein Durchschnitt lehrt (Fig. 57), stülpen sich an ihrem kleinzelligen, pigmentierten Rand,

welchen wir die vordere oder dorsale Urmundlippe (*dl*) nennen wollen, kleine, der Keimblasendecke angehörige Zellen, dagegen an dem anderen unpigmentierten Rand, der hinteren oder ventralen Urmundlippe (*vl*), die dotterreichen Elemente der vegetativen Hälfte in das Innere der Keimblase hinein. Der so entstehende Urdarm (*ud*) ist erst eng und spaltförmig und tritt neben der noch ansehnlichen Keimblasenhöhle (*kh*) in den Hintergrund. Später ändert sich das Gröfsenverhältnis immer mehr zu seinen Gunsten, indem er sich entsprechend dem immer reichlicher eingestülpt werdenden Zellenmaterial nach vorn zu einem weiten Sack ausdehnt und dabei die Keimblasenhöhle schliefslich vollständig verdrängt (Fig. 58). Die an der vorderen Urmundlippe einwandernden kleinen Zellen bilden die Decke des Urdarms, während an seinen Boden die grofsen Zellen der vegetativen Keimblasenhälfte zu liegen kommen. Letztere oder die ganze Dottermasse ist am Schlufs des Einstülpungsprozesses in das Innere der Gastrula aufgenommen und nach aufsen von den kleinen Zellen der animalen Hälfte der Keimblase vollständig umwachsen worden. Daher sieht jetzt beim Frosch die gesamte Oberfläche des Keimes, da hier die kleinen Zellen stark pigmentiert sind, dunkelschwarz aus, mit Ausnahme einer etwa stecknadelkopfgrofsen Stelle, die dem Urmund entspricht. Hier nämlich ragt ein Teil der hellen Dottermasse aus dem Urdarm nach aufsen hervor und verschliefst den Eingang zu ihm gleichsam wie ein Pfropf (*d*); daher er auch den Namen des Rusconischen Dotterpfropfes führt.

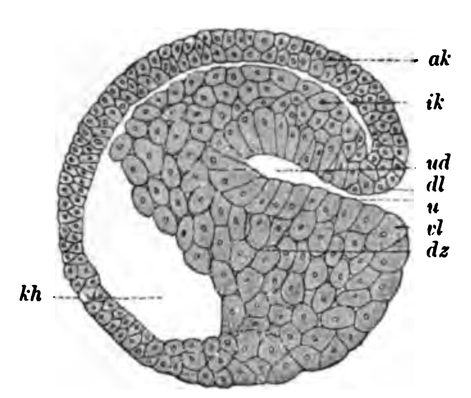


Fig. 57. **Längsdurchschnitt durch eine Keimblase von Triton mit beginnender Gastrulaeinstülpung.**

ak, *ik* äufseres, inneres Keimblatt; *kh* Keimblasenhöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dl*, *vl* dorsale, ventrale Lippe des Urdarms.

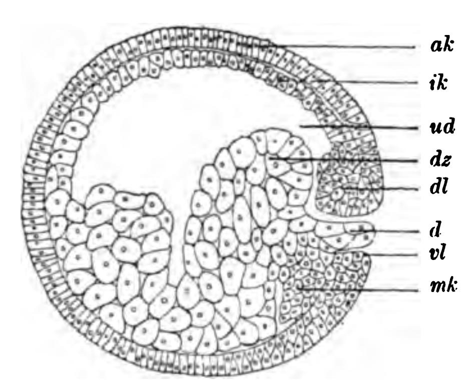


Fig. 58. **Längsschnitt durch eine Gastrula von Triton.**

ak, *ik*, *dz*, *dl*, *vl*, *ud* wie in Fig. 57, *d* Dotterpfropf, *mk* mittleres Keimblatt.

Von den beiden Keimblättern der Gastrula verdünnt sich später das äufsere beim Wassersalamander zu einer einfachen Lage regelmäfsig angeordneter, cylindrischer Zellen, beim Frosch dagegen wird es von zwei bis drei Lagen kleiner, zum Teil kubischer, stark pigmentierter Elemente gebildet. Das innere Keimblatt besteht an der Decke des Urdarms gleichfalls aus kleinen (beim Frosch pigmenthaltigen) Zellen, an der anderen Seite aus den grofsen Dotterzellen, die, in vielen Lagen zusammen-

gehäuft, einen weit in den Urdarm hineinspringenden und ihn zum Teil ausfüllenden Hügel bedingen. Hierdurch mufs die Gastrula der Amphibien wieder im Wasser eine bestimmte Ruhelage einnehmen, da die Dottermasse als der schwerere Teil sich immer am tiefsten einstellt (Fig. 58).

Der Keim der Amphibien ist jetzt schon ein vollständig bilateral symmetrischer Körper. Die durch den Dotter verdickte Wand der Gastrula wird zur Bauchseite des späteren Tieres, die entgegengesetzte, nach oben gerichtete Wand oder die Decke des Urdarms wird zum Rücken. Der Urmund bezeichnet uns, wie sich weiterhin ergeben wird, das hintere Ende, und der entgegengesetzte Teil den Kopf. Es lassen sich also durch die Gastrula eine Längsachse, eine dorsoventrale und eine quere Achse hindurchlegen, die den späteren Achsen des Tieres entsprechen.

In den Gastrulationsprozefs und namentlich in die dabei am Urmund eintretenden Veränderungen lassen sich noch weitere wichtige Einblicke gewinnen, wenn man die genauere Beobachtung der Entwicklung mit einem Experiment verbindet, welches uns zugleich ein wertvolles Beweismaterial für die Lehre vom exzentrisch erfolgenden Urmundverschlufs liefert.

Froscheier werden sogleich nach der Befruchtung auf eine horizontale Glasplatte gebracht, auf welcher sie bald eine normale Stellung einnehmen und das schwerere weifse Dotterfeld nach abwärts kehren. Sie werden hierauf in geeigneter Weise durch Auflegen einer zweiten Glasplatte ein klein wenig platt gedrückt und zugleich in ihrer Lage festgehalten, Eingriffe, durch welche die weitere Entwicklung nicht gehemmt wird, sofern man nur mit einiger Vorsicht verfährt.

An einem derartig fixierten Ei kann man die Entwicklung des Urmundes von seinem ersten Auftreten an kontinuierlich verfolgen, indem man von Zeit zu Zeit die nach unten gelegene Fläche, an der sich die fraglichen Entwicklungsprozesse abspielen, nach oben kehrt und unter dem Mikroskop untersucht. Auch kann man seine ursprüngliche und seine spätere Lage genau bezeichnen, indem man mit Tusche Marken auf der Glasplatte anbringt.

Mit Hilfe der angegebenen Versuchsanordnung läfst sich feststellen, dafs sich die kleine Urmundrinne vom Ort ihres ersten Ursprungs nach links und rechts weiter ausdehnt, im Bogen der Randzone Göttes folgend und das Dotterfeld umfassend (Fig. 59 *C* u. *A*). Bald gewinnt sie die charakteristische Form eines Hufeisens. Während nun die freien Enden desselben fortfahren, sich durch weitere Ausdehnung der Einstülpung nach hinten zu vergröfsern, hat auch der zuerst entstandene mittlere Teil der Rinne seine Lage verändert. Der durch eine pigmentierte Linie sich absetzende Umschlagsrand des äufseren in das innere Keimblatt oder die vordere Urmundlippe wächst allmählich von vorn nach hinten über das weifse Dotterfeld hinüber. Dabei dehnen sich die Enden der hufeisenförmigen Rinne gleichfalls immer mehr nach hinten aus, vereinigen sich schliefslich an dem hinteren Rande des Dotterfeldes vis-à-vis der Stelle, wo die erste Urmundrinne entstanden war, und schliefsen das Hufeisen zu einem Ring. Anfangs ist der letztere noch weit, so dafs ein ansehnlicher Teil des Dotterfeldes als Rusconischer Pfropf von aufsen zu sehen ist. Später wird er immer enger, indem die von vorn nach hinten sich vollziehende Überwachsung des Dotterfeldes ihren Fort-

gang nimmt (Fig. 59 *D*); noch später wandelt er sich in einen kaum wahrnehmbaren Spalt um (Fig. 59 *B*), der mit der Längsachse des Embryo zusammenfällt.

Aus diesen Beobachtungen folgt, dafs der sichelförmige Urmund vom ersten Orte seiner Entstehung aus sich entlang dem Rande des Dotterfeldes vergröfsert und über die ganze untere Fläche des Eies allmählich herüberwandert. Der erste Ort entspricht dem Kopf-, der letztere dem Schwanzende des Embryo, wie ebenfalls die Beobachtung am fixierten lebenden Ei lehrt. Man vergleiche das jüngere Stadium *A* mit dem älteren Stadium *B* (Fig. 59). Denn nur in geringer Entfernung vor der zuerst gebildeten Urmundrinne (*A u*) legt sich der vordere quere Hirnwulst (*B*) im weiteren Verlauf der Entwicklung an, der zum Ring geschlossene und schliefslich in eine feine Längsspalte umgewandelte Urmund (*B u*) dagegen läfst in seiner Umgebung alsbald die Schwanzknospe entstehen und wird mit seinem hintersten Abschnitt schliefslich zur Bildung des Afters verwandt. (Näheres hierüber in Kapitel IX.) Zwischen den so als Kopf- und Schwanzende genauer bestimmten Punkten ist an der unteren Fläche des fixierten Eies der Teil der Gastrulawand gebildet worden, welcher zum Rücken des Embryo wird (Fig. 59 *B*); denn es legen sich hier nach kurzer Zeit als Verlängerung des queren Hirnwulstes nach hinten die Medullarwülste an, auf welche nachher noch genauer eingegangen werden wird. Wenn die schon früher für den Amphioxus entwickelte Ansicht das Rechte getroffen hat, ist der Rücken durch eine von vorn nach hinten exzentrisch erfolgende Verwachsung der Urmundränder entstanden. Die Linie, wo die Verwachsung stattgefunden hat, läfst sich, wie mir scheint, auch später noch an einer feinen, von vorn nach hinten zum Urmundrest verlaufenden Furche, der sogenannten Rückenrinne (Fig. 59 *B*), erkennen, zu deren Seiten dann etwas später die Medullarwülste hervortreten.

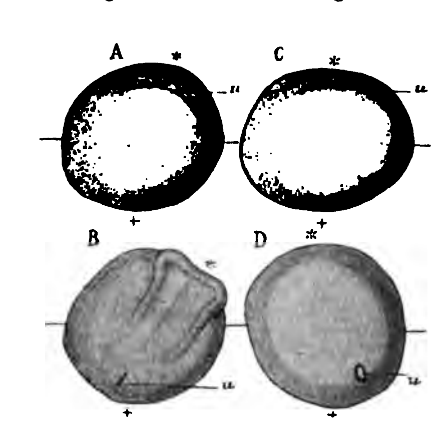


Fig. 59. **Zwei Froscheier auf zwei verschiedenen Entwicklungsstadien.** (*A* und *C* am Beginn der Gastrulation, *B* und *D* am Abschlufs derselben.) Sie wurden bald nach der Befruchtung zwischen horizontalen Glasplatten komprimiert und dadurch in ihrer Lage fixiert.
B älteres Stadium von *A*, *D* älteres Stadium von *C*, *u* Urmund, * Kopfende, + späteres hinteres Ende des Eies.

In der Umgebung der Urmundränder bald nach ihrer ersten Anlage sowie später in der Umgebung der Rückenrinne spielen sich die wichtigsten Entwicklungsprozesse ab, nehmen die mittleren Keimblätter, die Chorda und das Nervenrohr ihren Ursprung, wobei sich wieder zwischen den Amphibien und dem Amphioxus die wichtigsten Vergleichspunkte und Homologien ergeben.

Ehe noch die Gastrulation zum Abschlufs gelangt ist, gewissermafsen in einer zweiten Phase derselben, wie auf S. 63 gesagt wurde, schiebt sich in der Umgebung des zum Ring geschlossenen Urmundes eine Masse kleiner polygonaler Zellen in den Spalt zwischen äufserem

Keimblatt und Darmdrüsenblatt hinein und erzeugt zwischen beiden eine neue trennende Mittelschicht, den Mesoblast. Den Beginn dieses Vorgangs zeigt uns Fig. 60, ein Frontalschnitt durch eine Gastrula vom Axolotl, ein schon älteres Stadium die Fig. 61, ein Durchschnitt durch einen Tritonembryo mit schwach ausgeprägter Rückenrinne, dessen Urmund sich schon in einen kleinen Längsspalt umgewandelt hat.

Seiner Entstehung gemäfs geht das mittlere Keimblatt in der Umgebung des Urmundes nach aufsen in das äufsere Keimblatt, nach innen in das Darmdrüsenblatt über. Wir wollen diese Übergangsstellen als Urmundlippen und Urdarmlippen bezeichnen. Zwischen beide Lippenbildungen dringt bald mehr, bald minder deutlich, bald mehr, bald minder weit ein schmaler Spalt (Fig. 61) vom Urdarm in das mittlere Keimblatt hinein und zerlegt es in ein viscerales (*mk*²) und ein parietales Blatt (*mk*¹). Wenn wir uns die Spalte noch tiefer in den Mesoblast verlängert denken, so erhalten wir eine in Fig. 63 dargestellte Grundform, von welcher sich die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere ableiten und an welcher sie sich leicht verständlich machen läfst. Die mittleren Keimblätter sind, wie beim Amphioxus, als die Wandungen von Taschen, die durch Ausstülpung entstanden sind, aufzufassen. Ihr Hohlraum (*lh*) ist die Leibeshöhle, die mit dem Urdarm in der Umgebung des Urmundes zusammenhängt. Ihre Wandung lässt sich einteilen in ein parietales Blatt (*mk*¹) und in ein die Dottermasse überziehendes viscerales Blatt (*mk*²). Ersteres schlägt sich am Urmund in das äufsere Keimblatt um, letzteres geht in die Dottermasse oder in das sekundäre innere Keimblatt über. Es ist eine in der Entwicklung häufig zu beobachtende Erscheinung, dafs Faltenbildungen eines Keimblattes längere Zeit keine Höhle erkennen lassen, die erst später hervortritt. Man spricht in solchen Fällen von geschlossenen Falten, das heifst Falten, deren beide Blätter dicht aufeinanderliegen.

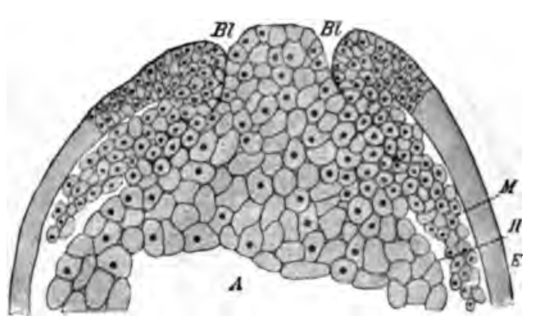


Fig. 60. **Frontalschnitt durch eine Gastrula vom Axolotl vom Stadium VIII**, nach Brachet. *Bl* Urmund (Blastoporus). *A* Urdarm. *E* äufseres, *H* inneres, *M* mittleres Keimblatt.

Wenn diese Ansicht richtig ist, dann sind auch bei den Amphibien die mittleren Keimblätter, wie beim Amphioxus, auf Urdarmdivertikel zurückzuführen. Ein Unterschied zwischen Amphioxus und den Amphibien besteht vornehmlich in der Zeit, in welcher sich die Urdarmdivertikel anlegen. Bei Amphioxus ist die Gastrulation beendet, bevor die Coelomtaschen auftreten, die sich demgemäfs hier deutlich durch Faltenbildung der Urdarmwand entwickeln. Bei den Amphibien, wie überhaupt bei allen übrigen Wirbeltieren, ist infolge des langsameren, durch den Dottergehalt des Eies bedingten Ablaufes der Gastrulation diese noch in vollem Gange zur Zeit, wo sich schon die Leibessäcke aus einem Zellenmaterial bilden, das auch von

außen nach innen einwandert. So erscheint jetzt die Entwicklung der mittleren Keimblätter gewissermaßen als eine zweite Phase der Gastrulation. In der ersten Phase werden hauptsächlich die Dotterzellen, welche zur Begrenzung des sekundären Darms dienen, in der zweiten Phase kleinere Zellen, die aus der Gegend der animalen Hälfte der Keimblase stammen, eingestülpt derart, daß sie sich vom seitlichen und hinteren Rand des Urmundes aus, also in einem Halbbogen, der kopfwärts offen ist, in den Spalt zwischen dem zuerst eingestülpten Dottermaterial und dem äußeren Keimblatt hineinschieben.

Bei dem Tritonembryo, dem der Durchschnitt (Fig. 61) entnommen ist, sowie überhaupt bei älteren Amphibienembryonen, deren Urmund sich schon zu einem kleinen Ring oder Spalt verengert hat, ist das mittlere Keimblatt auch noch in einer vor dem Urmund gelegenen Strecke ausgebreitet und bietet hier Befunde (Fig. 62) dar

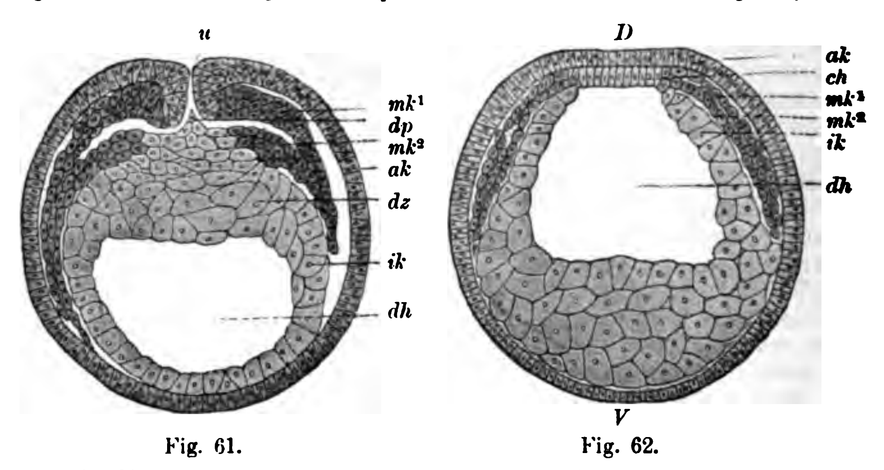


Fig. 61. Fig. 62.

Fig. 61. **Querschnitt durch den Urmund eines Embryo von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.**

Fig. 62. **Querschnitt durch die Gegend etwas vor dem Urmund von demselben Embryo wie in Fig. 61.**

ak, *ik* äußeres, inneres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *u* Urmund, *dz* Dotterzellen, *dp* Dotterpfropf, *dh* Darmhöhle, *ch* Chordaanlage, *D*, *V* dorsal, ventral.

die dem vom Amphioxus beschriebenen in vieler Beziehung gleichen. Es ist in zwei Hälften zerlegt durch einen schmalen, vor dem Urmund gelegenen Streifen der Rückenwand, der nur aus zwei Keimblättern besteht, aus dem äußeren Keimblatt (*ak*), das sich hier zur Nervenplatte verdickt, und aus einer unter ihr ausgebreiteten einfachen Lage von Cylinderzellen (*ch*), welche der Chordaanlage von Amphioxus entspricht. Beiderseits von der Chordaanlage ist das mittlere Keimblatt (mk^1, mk^2) anzutreffen, indem es die beiden primären Keimblätter trennt. Es besteht aus zwei Lagen kleiner, rundlicher Elemente, von denen die äußere (mk^1) sich in die Chordaanlage (*ch*) fortsetzt, die innere Lage (mk^2) Anschluß an das Darmdrüsenblatt (*ik*) findet, welches mit freiem Rand links und rechts von der Chordaanlage aufhört.

Wenn wir uns vorstellen, daß in der Figur 62 die beiden Zellenlagen, aus denen die mittleren Keimblätter links und rechts von der

Chordaanlage bestehen, durch einen Spalt, wie in dem Umkreis des Urmundes (Fig. 63), getrennt seien, so erhalten wir das in Figur 64 dargestellte Schema. Mit dem Urdarm sind links und rechts von der Chorda an den mit zwei Sternchen (*) bezeichneten Stellen zwei Aussackungen verbunden, die Coelomsäcke (*lh*), welche sich nach hinten in die den Urmund ringförmig umgebende Tasche fortsetzen. Das viscerale, mittlere Keimblatt mit dem anliegenden Darmdrüsenblatt, in welche es sich zu beiden Seiten der Chordaanlage (*) umschlägt, bildet eine Art Scheidewand, welche als Urdarmfalte bezeichnet werden kann und den Urdarm in drei Räume zerlegt, in den bleibenden oder sekundären Darm (*dh*) und in die beiden Leibeshöhlen (*lh*). Das Schema ist leicht auf den Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 53) zurückzuführen, wenn wir uns bei ihm an der ventralen Seite das einfache Epithel durch Dotteransammlung

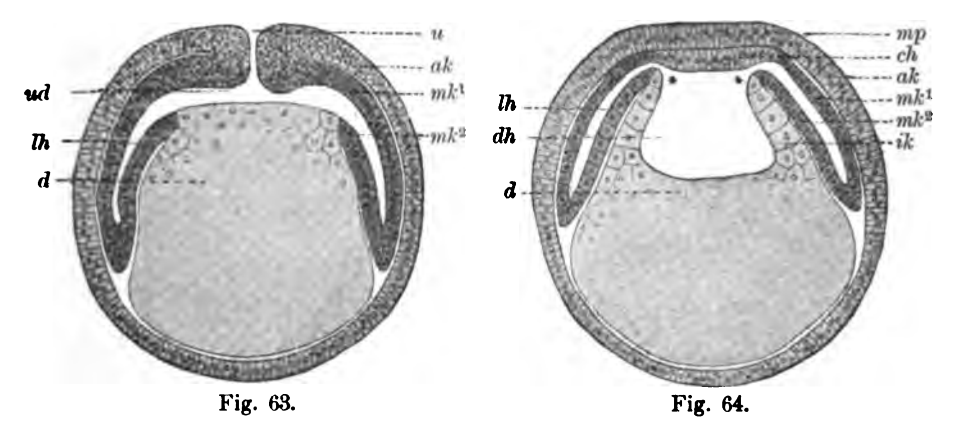


Fig. 63. Fig. 64.

Zwei Schemata für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbeltieren.

Fig. 63. **Querschnitt durch den Urmund eines Embryo**; Fig. 64 **etwas vor dem Urmund.**

u Urmund, *ud* Urdarm, *lh* Leibeshöhle, *dh* Darmhöhle, *d* Dotter, *ak* äußeres Keimblatt, *mk*[1], *mk*[2] parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *mp* Medullarplatte, *ch* Chordaanlage.

verdickt und die beiden kleinen Leibessäcke (*lh*) eine gröfsere Strecke weit nach abwärts zwischen Dottermasse und äufseres Keimblatt hineingewachsen denken.

Bei den Amphibien läfst sich also das mittlere Keimblatt mit den Gegenden, in welchen es mit dem Darmdrüsenblatt längere Zeit zusammenhängt, wie uns die Geschichte seiner Entstehung gelehrt hat, in zwei Abschnitte zerlegen: in einen Abschnitt, der sich zu beiden Seiten der Chorda ausbreitet, und in einen zweiten, der den Urmund umgibt. Der eine kann als parachordaler oder gastraler, der andere als peristomaler Mesoblast bezeichnet werden. Doch kommt dieser Unterscheidung nur eine topographische, keine tiefere genetische Bedeutung zu. Denn da nach unserer, schon früher (S. 66 u. 72) besprochenen Ansicht sich der Urmund von vorn nach hinten schliefst, und da sich die Chorda im Bereich der Nahtlinie bildet, so ist klar, dafs ursprünglich der parachordale Mesoblast ebenfalls durch Einfaltung an den Urmundrändern entstanden ist, zur Zeit, als sie

sich noch nicht in der Nahtlinie verbunden hatten. Oder in anderen Worten: ein mittleres Keimblatt, welches auf jüngeren Entwicklungsstadien peristomal liegt, wird auf vorgerückteren Stadien parachordal oder gastral. Bei den Wirbeltieren entsteht das mittlere Keimblatt überhaupt nur durch Einfaltung in der Umgebung der Urmundränder.

Der Leser wird die Umwandlung des peristomalen in den parachordalen Mesoblast sich leicht verständlich machen können, wenn er in den Figuren 61 und 63 sich die Ränder der beiden Urmundlippen zusammenlegen, verschmelzen und in der auf S. 60 beschriebenen Weise noch weiter umwandeln läfst. Es wird so das eine (Fig. 63) in das andere Schema (Fig. 64) übergeführt.

Im Laufe der weiteren Entwicklung wird an den Stellen, wo jetzt noch ein Zusammenhang zwischen Mesoderm-, Chorda- und Darmanlage besteht, später eine vollständige Sonderung derselben herbeigeführt. Hierbei tritt die Übereinstimmung mit den beim Amphioxus erhaltenen Befunden noch schärfer hervor.

Der Sonderungsprozefs wird bei Triton zunächst dadurch eingeleitet, dafs sich die Chordaplatte einkrümmt und zur Chordarinne wird (Fig. 65 *ch*). Indem sie sich hierbei an ihren Rändern kontinuierlich in die parietale Lage des mittleren Keimblattes (*mk*[1]) fortsetzt, entstehen an der Decke des Urdarms die beiden kleinen Chordafalten, welche die Rinne zwischen sich fassen. Mit ihren freien Rändern stofsen sie dicht an den Umschlagsrand, an welchem die viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes (*mk*[2]) in das Darmdrüsenblatt (*ik*) umbiegt und die Darmfalte bildet. Man vergleiche hiermit das entsprechende Stadium vom Amphioxus (Fig. 53).

Auf einem nächstfolgenden Stadium (Fig. 66), in welchem sich die verdickte, aus langen Cylinderzellen bestehende Medullarplatte deutlich von den kleiner gewordenen, kubischen Elementen des Hornblattes absetzt, beginnt sich das mittlere Keimblatt an der Einstülpungsstelle von seiner Umgebung abzuschnüren; die parietale Lamelle löst sich von der Chordaanlage, desgleichen die viscerale Lamelle vom Darmdrüsenblatt ab, und beide verschmelzen hierauf mit ihren abgelösten Rändern untereinander. Durch diesen Vorgang ist die Anlage des Leibessackes oder des mittleren Keimblattes nach allen Seiten eine in sich abgeschlossene und von der Umgebung getrennte. Gleichzeitig haben sich Chordaanlage (*ch*) und Darmdrüsenblatt (*ik*) ebenfalls wieder wie auf dem Durchschnitt durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 54) mit ihren freien Rändern aneinandergelegt, so dafs erstere wie eine Verdickung des Darmdrüsenblattes erscheint und noch eine Zeitlang an der oberen Begrenzung des Darms teilnimmt.

Auch dieses Stadium verändert sich rasch durch einen zweiten Sonderungsprozefs. Die zu einem soliden Stab umgebildete Chordaanlage wird nach und nach von der Begrenzung des Darms ausgeschlossen (Fig. 67), dadurch, dafs unter ihr die aus grofsen Dotterzellen zusammengesetzten Hälften des Darmdrüsenblattes (*ik*) einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen (siehe Amphioxus, Fig. 55).

Schlufs des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien, wie beim Amphioxus Prozesse, die

auf das innigte ineinandergreifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Teile am Kopfende des Embryo und schreitet langsam nach hinten fort. Am hinteren Ende aller Wirbeltier-Embryonen aber bleibt noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen, durch deren Vermittlung das Längenwachstum des Körpers bewirkt wird.

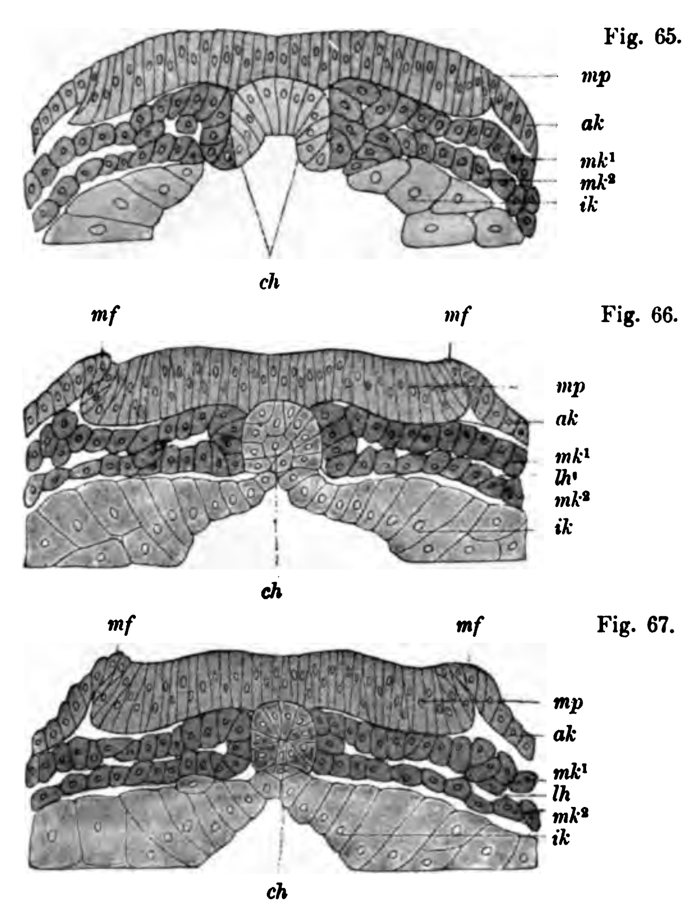


Fig. 65—67. **Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch einen Triton-Embryo, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen.** Die Schnitte illustrieren die Entwicklung der Chorda aus der Chordaanlage und die Abschnürung der beiden Hälften des mittleren Keimblattes.

ak, ***ik***, ***mk*¹**, ***mk*²** wie oben, ***mp*** Medullarplatte, ***mf*** Medullarfalten, ***ch*** Chorda, ***lh*** Leibeshöhle.

Jetzt tritt auch bald der Zeitpunkt ein, auf welchem bei den Embryonen der Tritonen die Leibeshöhle sichtbar wird. Denn nachdem die Abschnürung der oben namhaft gemachten Organe vollendet ist, weichen die beiden mittleren Keimblätter am Kopfende des Embryo und zu beiden Seiten der Chorda (Fig. 68) auseinander und lassen eine linke und eine rechte Leibeshöhle (Enterocoel) hervortreten, welche auf den

vorhergehenden Stadien nach meiner Auffassung nur wegen der innigen gegenseitigen Berührung ihrer Wandungen nicht zu erkennen war.

Noch ein Wort über die erste Anlage des Centralnervensystems bei den Amphibien. Wie gastral von der Nahtlinie der Urmundränder die Chorda, so entsteht nach aufsen von ihr die Nervenplatte. Links und rechts von der Rückenrinne, welche die ursprüngliche Lage der Nahtlinie auch noch später andeutet (Fig. 59 *B*), verdickt sich das äufsere Keimblatt längs zweier schmaler Streifen, indem die Zellen sich in die Länge strecken und cylindrisch werden (Fig. 65—67); es

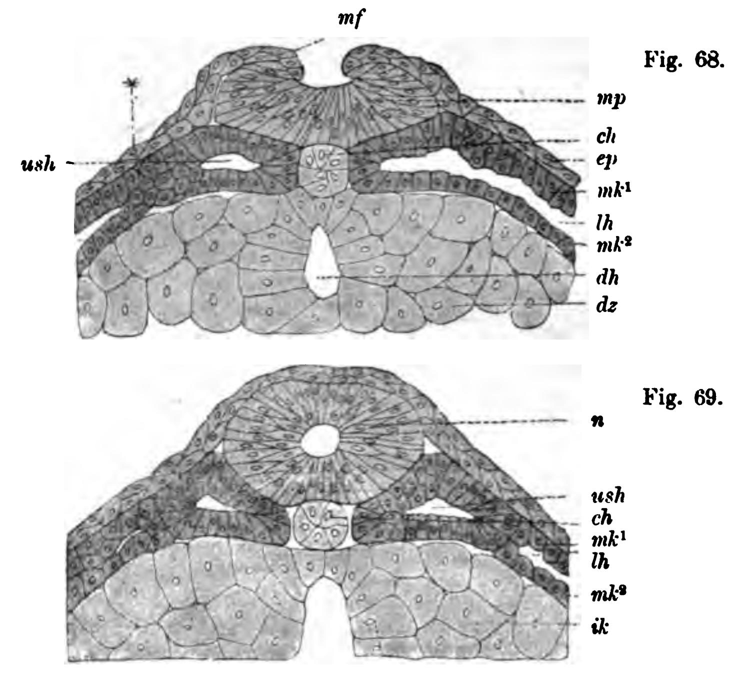


Fig. 68. **Querschnitt durch ein Ei von Triton, dessen Medullarfurche dem Verschlufs nahe ist.**

Fig. 69. **Querschnitt durch ein Ei von Triton mit geschlossenem Nervenrohr und wohlentwickelten Ursegmenten.**

mf Medullarfalten, *mp* Medullarplatte, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *ep* Epidermis oder Hornblatt, *mk* mittleres Keimblatt, mk^1 parietales, mk^2 viscerales Mittelblatt, *ik* inneres Keimblatt, *ush* Ursegmenthöhle.

grenzt sich scharf am Hornblatt ab, in dessen Bereich die Zellen kubisch bleiben oder sich mehr abplatten. Die aus zwei Hälften deutlich zusammengesetzte Medullarplatte wächst rascher als ihre Umgebung und krümmt sich hierbei zu einer flachen Rinne, der Medullarfurche, ein. Diese wird allmählich tiefer. Die Ränder der Medullarplatte, an welchen sie sich an das dünne Hornblatt fortsetzt, heben sich allmählich deutlicher über die Oberfläche des Eies empor und bilden die für diese Periode charakteristischen Medullarfalten oder Medullarwülste (Fig. 68 *mf*). Später wachsen diese einander entgegen und legen sich so zusammen, dafs die Furche zu einer Röhre wird, die durch einen engen Längsspalt vorübergehend noch nach aufsen

geöffnet ist. Schliefslich schwindet auch der Spalt (Fig. 69), die Ränder der Falten verwachsen ganz; das geschlossene Medullarrohr (*n*) löst sich hierbei in der auf S. 60 besprochenen Weise längs der Verwachsungsstelle oder Naht von der Zellenmembran, von der es ursprünglich ein Bestandteil gewesen ist, vollständig ab und wird zu einem ganz selbständigen Organ (*n*).

Hierbei kommt es auch bei den Amphibien ebenso wie beim Amphioxus zur Bildung eines Canalis neurentericus. Die beiden Hälften der Medullarplatte und später die Medullarwülste umwachsen, wenn sie sich von vorn nach hinten vergröfsern, den Rest des Urmundes; da nun zuletzt auch in dieser Gegend die Medullarrinne sich zum Rohr schliefst, mufs sich der Urmund in letzteres öffnen und zu der als Canalis neurentericus bekannten, schon beim Amphioxus (Fig. 56) beschriebenen Verbindung zwischen Darm und Centralkanal des Rückenmarks werden, welche auf dem nebenstehenden Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator (Fig. 70 *ne*) auf das deutlichste zu sehen ist. (Genaueres hierüber in dem Kapitel IX.)

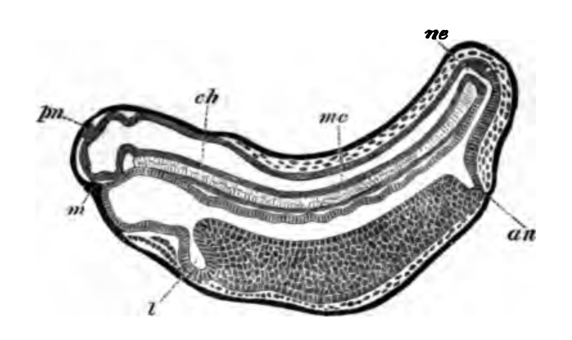


Fig. 70. **Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo vom Bombinator.** Nach Götte. *m* Mund, *an* After, *l* Leber, *ne* Canalis neurentericus, *mc* Medullarrohr, *ch* Chorda, *pn* Zirbeldrüse.

Für die Lehre vom exzentrisch erfolgenden Urmundverschlufs liefern Mifsbildungen, die sich bei den Amphibien leicht gewinnen lassen, ein schwer ins Gewicht fallendes Beweismaterial; daher sei hier auf dasselbe in aller Kürze noch etwas näher eingegangen. Durch künstliche Eingriffe kann man es erreichen, dafs bei Froscheiern zwar der eine Teil der Gastrulation, das Einwandern (Invagination) von Zellenmaterial, vor sich geht, dagegen infolge einer gewissen Schädigung des Eies der exzentrische Verschlufs des Urmundes entweder ganz oder teilweise unterbleibt. Unter diesen Umständen bilden die Urmundränder einen grofsen Ring, der das ganze Dotterfeld einschliefst und gleichsam als einen enorm entwickelten Rusconischen Dotterpfropf von aufsen sichtbar bleiben läfst. Trotz der Hemmung des Urmundschlusses, durch welche die ganze Rückengegend des Embryo nicht zustande gekommen ist, gehen die Differenzierungsprozesse in dem Zellenmaterial der Urmundränder, welche den Rücken durch ihre Verwachsung hätten bilden sollen, weiter vor sich; nur entsteht jetzt auf der rechten und linken Seite des Urmundringes eine halbe Medullarplatte, eine halbe Chordaanlage, nur eine Reihe von Ursegmenten, über deren Bildung erst das sechste Kapitel handelt.

Eine derartige, für die Richtigkeit der Urmundtheorie überaus beweiskräftige Hemmungsmifsbildung, welche übrigens zuweilen auch

im Freien gesammelte Froscheier zeigen, ist in den Fig. 71 u. 72 abgebildet. Fig. 71 gibt eine Ansicht des ganzen mifsgebildeten Frosch-Embryo. Man kann an dem ovalen, eine flache Schüssel darstellenden Gebilde Kopf- und Schwanzende (*k* u. *ar*) deutlich unterscheiden. An ersterem ist der vorderste Teil der von dicken Medullarwülsten umgebenen Hirnplatte entstanden, an deren hinterem Rand eine Einsenkung in die Kopfdarmhöhle führt (*kd*). Hinter ihr ist die ganze Rückengegend durch einen Schlitz geöffnet, durch welchen der Nahrungsdotter nach aufsen hervorsieht. Rings umschlossen wird der grofse, den offen gebliebenen Urmund ausfüllende Dotterpfropf vom Urmundrand (*ur*), der die Hirnwülste nach hinten weiter fortsetzt und selbst stark verdickt ist, weil er sich schon in verschiedene Organe differenziert hat. Denn wie der Querschnitt (Fig. 72) lehrt, welcher etwa durch die Mitte des in Fig. 71 abgebildeten Embryo hindurchgelegt ist, befindet sich der Urmundrand schon auf einem weit vorgeschrittenen Embryonalstadium; er hat sich in eine halbe



Fig. 71.



Fig. 72.

Fig. 71. **Mifsgebildeter Frosch-Embryo mit hochgradiger Urmundspalte, vom Rücken aus gesehen.**
k Kopf, *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle, *ur* Urmundrand, *ar* Afterrinne, *d* Eingang in den Enddarm.

Fig. 72. **Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 71 abgebildeten Mifsbildung.**
mp Medullarplatte, *v* Verbindungsstelle der Medullarplatte mit dem Dotter, *ch* Chorda, *mk* mittleres Keimblatt.

Medullarplatte (*mp*), in Chorda (*ch*), mittleres Keimblatt (*mk*) und Ursegmente gesondert.

Zu Gunsten unserer Urmundtheorie spricht ferner noch in hohem Mafse die Beobachtung, dafs Hemmungsmifsbildungen des Frosches, welche die in den Fig. 71 u. 72 abgebildete, hochgradige Urmundspalte zeigen, sich nachträglich noch in nahezu normale Embryonen umbilden können. Es wachsen ihre getrennten Organhälften nachträglich noch in der Weise, wie es bei normalem Verlauf die Urmundränder tun, über das Dotterfeld von links und rechts nach der Medianebene hinüber und beginnen allmählich von vorn nach hinten zu verschmelzen, linke mit rechter Rückenmarkshälfte, linke mit rechter Chordahälfte.

Solche zur Norm zurückkehrende ältere Mifsbildungen sind in den Figuren 73 und 74 in einer Totalansicht und auf einem Querschnitt abgebildet. In Figur 73 ist das Kopfende und der der Brustregion etwa entsprechende Abschnitt des Rumpfes im ganzen normal gebildet, dagegen zeigt sich noch in der Gegend der Lenden- und

Sacralregion eine Spaltung der dorsalen Achsenorgane und eine Öffnung, die einen runden Dotterpfropf einschliefst und sich schon dadurch deutlich als erhalten gebliebener Rest des Urmundes (Blastoporus) zu erkennen gibt. Ein Querschnitt etwas vor dem Urmundrest (Fig. 74) zeigt, dafs die Anlagen von Chorda- und Nervenrohr noch doppelte sind, aber im Vergleich zum Querschnitt durch ein früheres Stadium (Fig. 72) schon näher nach der Medianebene des Rückens zusammengetreten sind. Hierbei hat sich jede der in Fig. 72 zusammengekrümmten halben Medullarplatten für sich zu einem Rohr geschlossen. Wenn man die Schnittserie, welcher die Fig. 74 ent-

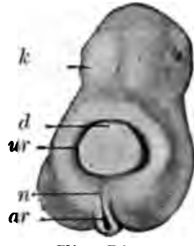


Fig. 73.



Fig. 74.

Fig. 73. **Ältere Mifsbildung von Rana fusca mit Urmundspalte vor dem Schwanzende, nach** Hertwig.
k Kopf, *d* Dotterpfropf, *ur* Urmundrand, *ar* Afterrinne, *n* Naht.
Fig. 74. **Querschnitt durch eine ältere Mifsbildung von Rana fusca mit Urmundspalte etwas vor dem Dotterpfropf, nach** Hertwig.
ch Chorda, *d* Darm, *us* Ursegment, *wg* Wolffscher Gang, *v* Verbindung zwischen beiden Rückenmarkshälften (*mr*).

nommen ist, weiter kopfwärts verfolgt, so sieht man die doppelten Anlagen von Chorda und Rückenmark immer näher aneinanderrücken, bis sie sich berühren und schliefslich zu einem einfachen Chordastrang und einem einfachen Nervenrohr verschmelzen.

Ähnliche Mifsbildungen, wie sie bei Froscheiern beobachtet sind, kommen auch bei Fischen (Forellen) und bei höheren Wirbeltieren (Hühnchen), zuweilen selbst beim Menschen, vor und sind hier unter dem Namen Spina bifida bekannt. Sie sind von um so gröfserem Interesse, als sie, wie oben gezeigt wurde, auf der gehemmten Entwicklung eines der ältesten und primitivsten Organe des Wirbeltierkörpers, des Urmundes, beruhen, nämlich auf dem Ausbleiben seines normalen Verschlusses.

3. Die Keimblattbildung bei den Fischen.

Die eigentümliche, für die meroblastischen Eier beschriebene Zusammensetzung der Keimblase (S. 43, Fig. 39) 1) aus einem zelligen Abschnitt der Wand, welcher der Decke der Amphibienblastula vergleichbar ist, und 2) aus einem nicht in Zellen zerlegten, zuweilen aufserordentlich mächtig entwickelten Nahrungsdotter ruft naturgemäfs auch in der Art und Weise, wie sich die Keimblätter anlegen, erhebliche Modifikationen hervor. Der Nahrungsdotter verhält sich in der weiteren Entwicklung rein passiv; er wird allmählich flüssig gemacht und zur Ernährung der Zellen des Keims bei seinem raschen Wachstum verwandt. Einzig und allein an dem in Zellen zerlegten Abschnitt der Keimblasenwand spielen sich die weiteren Bildungsprozesse ab. Dieselben sind bei den Fischen, besonders aber bei den Selachiern, noch am leichtesten zu verstehen und von den für

die Amphibien beschriebenen Verhältnissen abzuleiten. Sie führen nach drei Richtungen zu folgenden Veränderungen:

1) Der zellige Keim beginnt sich Schritt für Schritt weiter in der Fläche auszubreiten, dabei wird er in zwei, später in vier Keimblätter gesondert. In den Anfangsstadien dieser Umbildung liegt er als Scheibe mit scharf abgesetzten Rändern dem Nahrungsdotter auf (Fig. 75). Während in einem kleinen Bezirk der Scheibe die Primitivorgane des Embryo, Nervenrohr, Chorda, Ursegmente u. s. w., angelegt werden, wachsen die am Rande stark verdünnten Keimblätter immer mehr über den Nahrungsdotter herüber und hüllen ihn schliefslich allseitig ein. 2) Die Entwicklung der Keimblätter vollzieht sich in der Weise, dafs es am hinteren Rande des zelligen Keims zu einer Einstülpung kommt, die zur Anlage des inneren Keimblattes führt. Somit wandelt sich auch hier die Blastula zu einer Gastrula um. Hieran schliefst sich in kurzer Zeit die Einstülpung der mittleren Keimblätter an. 3) Wie bei den Amphibieneiern findet auch hier, von dem zuerst entstandenen Teil des Urmundes ausgehend, eine exzentrisch von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung der linken mit der rechten Hälfte seines Randes statt und bildet sich in dieser Weise der dorsale Embryonalbezirk aus, in welchem weiterhin Chorda, Nervenrohr und Ursegmente angelegt werden.



Fig. 75. **Ei von Scyllium canicula mit einem zelligen Keim, der schon in zwei Keimblätter gesondert ist und am hinteren Randbezirk die erste Anlage der Medullarplatte zeigt.** Photogramm des anatomisch-biologischen Instituts nach einem Präparat des Herrn Jablonowski.

Zu dieser kurzen Übersicht sind noch einige erläuternde Bemerkungen hinzuzufügen. Schon bei Betrachtung der Oberfläche sowie an Durchschnitten (Fig. 76) kann man an dem sich vergröfsernden Keim, der gleichsam wie ein Uhrglas über der Keimblasenhöhle (*B*) mit seinen Rändern dem Nahrungsdotter aufliegt, bald zwei

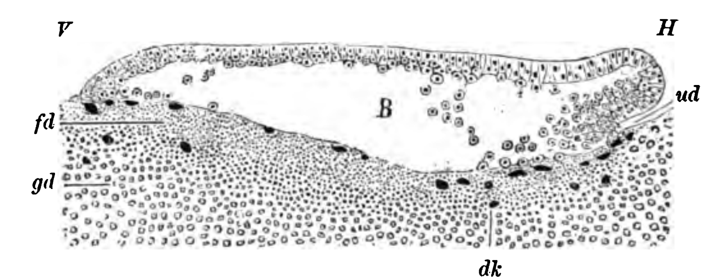


Fig. 76. **Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus, an welcher die Gastrulaeinstülpung beginnt.** Nach Rückert.
ud Erste Anlage des Urdarms, *B* Keimblasenhöhle, *dk* Dotterkerne, *fd* feinkörniger Dotter, *gd* grobkörniger Dotter, *V* vorderer, *H* hinterer Rand der Keimblase.

Bezirke unterscheiden, einen vorderen Bezirk (*V*), der dünner und daher durchsichtiger ist, und einen hinteren Bezirk (*H*), der zellenreicher ist, dunkler erscheint und einen dickeren Rand besitzt, der sich bald durch eine tiefere Rinne vom Nahrungsdotter schärfer abgrenzt. Vom hinteren verdickten Rande geht die Entwicklung des inneren Keimblattes aus; es bildet sich an ihm, wie der Durchschnitt zeigt, zuerst eine kleine Einstülpung (*ud*) aus, die sich allmählich weiter vertieft (Fig. 77). Der hintere Teil des Keims ist infolgedessen eine Strecke weit zweiblätterig geworden. Zwischen dem eingestülpten oder unteren Keimblatt und dem Nahrungsdotter ist ein enger Urdarm

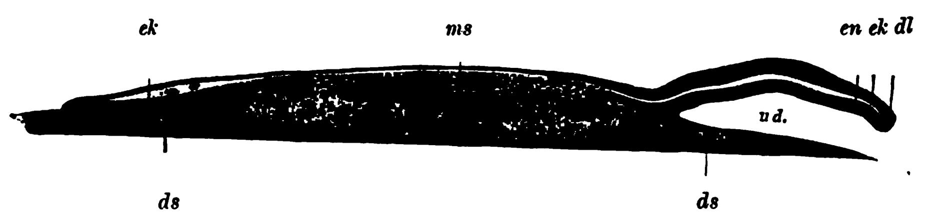


Fig. 77. **Medianschnitt durch die in Fig. 79 abgebildete Keimhaut.** Nach Ziegler.

ek Äufseres Keimblatt, *en* inneres Keimblatt, *ud* Urdarm, *ds* Dottersyncytium, *dl* dorsale Urmundlippe, *ms* Mesenchym.

entstanden, der mehr und mehr die Keimblasenhöhle verdrängt (Fig. 77 *ud*). Der hintere Rand der Scheibe, an welchem sich die Einstülpung von dem Punkt, wo sie begonnen hat, zu beiden Seiten Schritt für Schritt weiter ausdehnt, und an welchem sich das äufsere (*ek*) in das innere Keimblatt (*en*) umschlägt (Fig. 77 *dl*), entspricht demnach

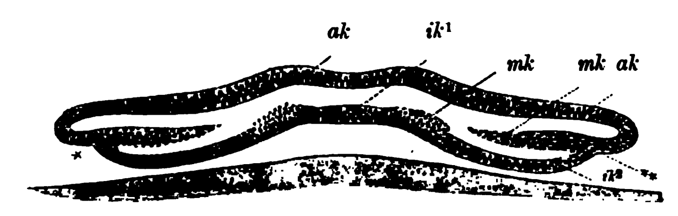


Fig. 78. **Querschnitt durch den in Fig. 79 abgebildeten Selachierkeim entsprechend der Linie *sch*.** Nach Ziegler.

ak Äufseres, *ik*[1] inneres Keimblatt (Chordaentoblast), *ik*[2] inneres Keimblatt, *mk* mittleres Keimblatt, ** Mesodermbildungsrinne, von welcher das mittlere Keimblatt einwächst.

der vorderen Urmundlippe der Amphibiengastrula (Fig. 57 *dl*). Die Urmundrinne bildet einen mit der Konkavität nach vorn gerichteten Halbbogen.

Auch in der Entstehung des mittleren Keimblattes läfst sich ein hoher Grad der Übereinstimmung mit dem Verlauf der Gastrulation bei den Amphibien feststellen. Denn bald nach der ersten Anlage des kopfwärts gerichteten Urdarmsäckchens beginnt auch schon das mittlere Keimblatt aufzutreten, an welchem wir im weiteren Verlauf ebenfalls einen peristomalen und einen gastralen Abschnitt unterscheiden können. An dem verdickten Urmundrand (Fig. 78) wächst eine kompakte kleinzellige Masse (*mk*) in den Raum zwischen den

beiden primären Keimblättern hinein längs einer tiefen Rinne (*), welcher man den Namen Coelombucht oder Mesodermbildungsrinne gegeben hat. Sie entspricht dem Spalt, welcher bei den Amphibien in der Umgebung des Blastoporus in das mittlere Keimblatt eindringt und die früher unterschiedene Urmundlippe von der Darmlippe trennt (Fig. 61 und Text auf S. 73). Denken wir uns auf dem Durchschnitt die kompakte Zellenmasse, welche das mittlere Keimblatt vorstellt, in zwei Blätter gespalten, so erhalten wir zwei nach dem Urmundrand sich öffnende Taschen, welche den beiden Leibessäcken (Fig. 63 *lh*) in dem für die Amphibien entworfenen Schema gleichen. Wir können uns das letztere so abändern, dafs es für die Verhältnisse bei den Selachiern ungefähr dienen kann, wenn wir uns den Dotter kolossal vermehrt, den Urmund zum höchsten Grade ausgedehnt und den nicht aus Dotterzellen bestehenden Teil des Keimes flach über dem Dotter ausgebreitet denken.

Auch bei den Selachiern läfst sich eine Reihe von Befunden zu Gunsten der Ansicht verwerten, dafs am hinteren Rande des scheibenförmigen Keimes bei seiner Ausbreitung in der Fläche eine von vorn nach hinten fortschreitende Verschmelzung der linken mit

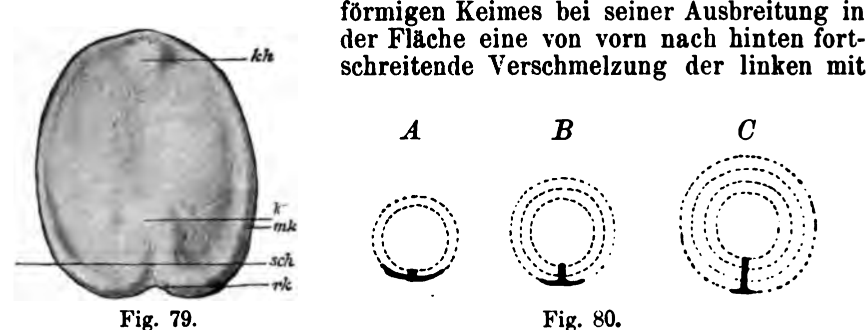


Fig. 79. Fig. 80.

Fig. 79. **Oberflächenbild der vom Dotter abgehobenen Keimhaut eines Selachiers (Torpedo ocellata).** Nach Ziegler.

kh Keimblasenhöhle, *mk* Stelle, bis zu welcher am hinteren Rande sich mittleres Keimblatt bildet, *rk* Randkerbe, *k* Kopfende, querer Hirnwulst.

Fig. 80. ***A*, *B*, *C* Schemata, um die Verschmelzung der linken mit der rechten Hälfte des Urmundrandes in einer Längsnaht zu zeigen, wodurch die Rückengegend des Embryo entsteht, in der sich die Achsenorgane anlegen.**

Mit punktierten Kreislinien ist die zunehmende Gröfse der Keimscheibe im Laufe der Entwicklung angedeutet. Die dunkelschwarzen Linien bezeichnen den Urmundrand und den aus Verschmelzung seiner linken und rechten Hälfte entstehenden Zellenstreifen, aus dem sich dann Chorda, Nervenrohr, Ursegmente sondern.

der rechten Hälfte des Urmundrandes vor sich geht, von der Stelle beginnend, wo die erste Einstülpung aufgetreten ist. Schon bei Betrachtung des Selachierkeimes von der Fläche ist eine charakteristische Einziehung seines Randes zu erkennen, die unter dem Namen der R a n d - k e r b e bekannt ist (Fig. 79 *rk*). In geringer Entfernung von ihr wird frühzeitig schon der vorderste Abschnitt der Nervenplatte als querer Hirnwulst (Fig. 79 u. Fig. 75) angelegt, entsprechend den früher beschriebenen Verhältnissen bei den Amphibien (S. 72, Fig. 59). Nachdem so eine bestimmte Stelle des Keims als Kopfende zu erkennen ist, geht das weitere Wachstum des Embryo in der Weise weiter vor sich, dafs an den zuerst differenzierten Kopfabschnitt des Rumpfes Hand in Hand mit der Flächenausbreitung der Keimscheibe sich die

nächstfolgenden Abschnitte successive angliedern, zuerst die Hals-, dann die Brust-, die Lenden- und zuletzt die Schwanzregion, wobei der Abstand zwischen dem zuerst entstandenen queren Hirnwulst und der Randkerbe ein immer gröfserer wird. Um zu veranschaulichen, wie bei diesem Wachstum eine von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung der links und der rechts von der Randkerbe gelegenen Hälfte des Urmundrandes vor sich geht, diene das vorstehende Schema (Fig. 80), dessen beigedruckte Erklärung nachzulesen ist. In der so entstandenen, vorn vom Hirnwulst, hinten von der Randkerbe begrenzten Rückengegend des Embryo sondern sich allmählich die einzelnen Achsenorgane, Nervenrohr, Chorda und zur Seite der letzteren der gastrale oder parachordale Mesoblast, und zwar finden sich nach vorn immer die älteren, nach hinten die jüngeren Entwicklungsstadien der betreffenden Organe, da, wie schon früher gesagt, die hinteren Teile sich erst später angliedern.

Da vom Rande des scheibenförmigen Keims nur der hintere Abschnitt zur Bildung der Achsenorgane des Embryo in Beziehung

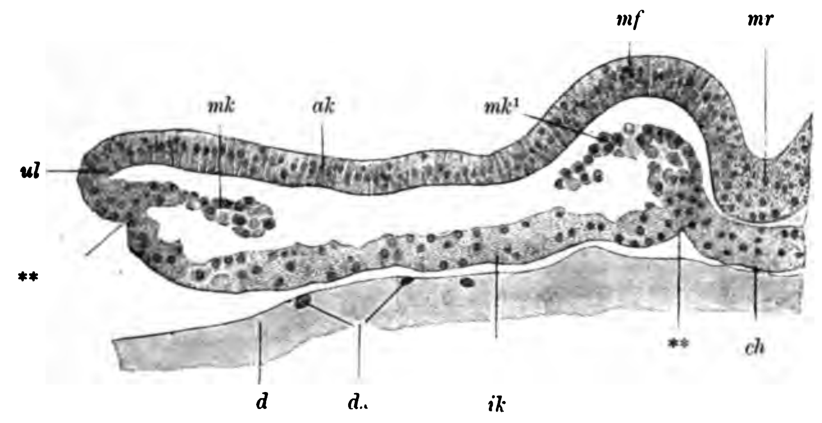


Fig. 81. **Querschnitt durch eine Embryonalanlage von Pristiurus melanostomus** (Stadium B von Balfour) **aus der vorderen Hälfte.** Nach Rabl.
ak, *ik*, *mk* Äufseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mk*, *mk*¹ peristomaler und gastraler Mesoblast, *mf* Medullarfalte, *mr* Medullarrinne, *ul* Urmundlippe, ** Coelombucht oder Mesodermursprungsrinne, *d* Dotter, *dk* Dotterkerne, *ch* Chordaanlage.

steht, habe ich ihn als den embryobildenden und als Urmundrand bezeichnet und von ihm den vorderen Abschnitt, welcher bei seiner Ausbreitung in der Fläche nur den Nahrungsdotter mit dünnen Zellschichten überzieht, als den Umwachsungsrand unterschieden.

Eine Reihe von Querschnitten durch die Rückengegend liefert genau dieselben Bilder, welche wir schon bei der Entwicklung des Amphioxus und der Amphibien kennen gelernt haben. (Man vergleiche die Figuren 81 und 82 mit den Figuren 62, 65—69 vom Triton und den Figuren 52—55 vom Amphioxus.) Links und rechts von der Medianebene, wo auf einem früheren Stadium die Verwachsung der Urmundränder stattgefunden hat, besteht die Rückengegend (Fig. 81) nur aus zwei Keimblättern, von denen jetzt das äufsere die zur Rinne umgewandelte Nervenplatte (*mr*), das innere die Chordaanlage (*ch*) geliefert hat. Zu beiden Seiten von diesen Anlagen beginnt der Keim dreiblätterig zu werden, indem an der mit einem

Doppelstern bezeichneten Stelle mittleres Keimblatt (gastraler oder parachordaler Mesoblast) zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwächst. Die Stelle ist wieder mit einer tiefen Rinne versehen, welche der Coelombucht am Urmundrand entspricht, von welcher sich der peristomale Mesoblast entwickelt (Fig. 81 ** *mk*). Parachordale und peristomale Coelombucht gehen wie die von ihnen entspringenden Abschnitte des mittleren Keimblattes beiderseits von der Randkerbe ineinander über. Auch dies Verhältnis spricht, abgesehen davon, dafs man im Grunde der Randkerbe tatsächlich eine Nahtstelle nachweisen kann, für die Richtigkeit der Lehre, dafs die Urmundränder von vorn nach hinten verschmelzen. (Urmundtheorie.)

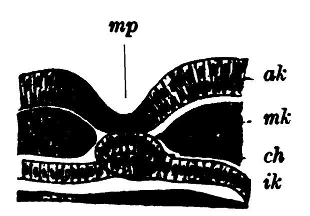


Fig. 82. **Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Selachiers.** Nach BALFOUR. *ak*, *ik*, *mk* Äufseres, inneres, mittleres Keimblatt, *ch* Chorda, *mp* Medullarplatte.

Auf späteren Stadien wandelt sich die Nervenrinne in der bekannten Weise (siehe S. 78) zum Rohr um; die Chordaanlage wird zur stabförmigen Chorda (Fig. 82 *ch*) und wird vom Darmdrüsenblatt (*ik*) unterwachsen; das mittlere Keimblatt (*mk*) löst sich aus dem Zusammenhang, der in Fig. 81 an der mit einem Doppelstern bezeichneten Stelle mit der Chordaanlage und dem Darmdrüsenblatt bestanden hatte.

4. Die Keimblattbildung bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

a) Die ersten Stadien bei Reptilien und Vögeln.

Bei den grofsen, dotterreichen Eiern der Reptilien und Vögel ist gerade in den ersten Stadien die Untersuchung des Keimes mit besonderen technischen Schwierigkeiten verknüpft. Immerhin weisen auch hier manche Befunde darauf hin, dafs die Entwicklung des inneren Keimblattes im wesentlichen nach demselben Prinzip wie bei den Amphibien und Selachiern vor sich geht, was bei dem jetzigen Stand der gesamten Keimblattfrage auch kaum anders zu erwarten ist.

Wenn sich der zellige Keim beim weiteren Fortgang der Entwicklung auf dem Nahrungsdotter in der Fläche mehr auszubreiten beginnt, wird seine Mitte dünner und durchsichtiger; unter ihr entsteht durch Verflüssigung des Dotters eine kleine Höhlung. Man kann jetzt bei Betrachtung von der Fläche (Fig. 83) wie am scheibenförmigen Keim bei den Fischen ein mittleres, kreisförmiges, etwas helleres Feld, die Area pellucida oder den hellen Fruchthof der älteren Autoren (*hf*), und einen trüberen, ringförmigen Rand, die Area opaca oder den dunkeln Fruchthof (*df*), unterscheiden. Die Unterschiede werden noch deutlicher, wenn man die Keimscheibe vom Dotter abpräpariert und in physiologischer Kochsalzlösung betrachtet. Die weiteren Vorgänge sind bei den Reptilien leichter als bei den Vögeln und Säugetieren zu verfolgen und zu deuten. Man sieht bei ihnen in der Mitte der Keimhaut und des hellen Fruchthofs eine etwas weniger durchsichtige Stelle auftreten, welche bei Untersuchung des vom Dotter abgelösten Keimes auf schwarzem Grund weifslich erscheint (Fig. 84) und als das E m b r y o n a l s c h i l d (*sch*) unterschieden wird.

Es ist dadurch entstanden, dafs in seinem Bereich die zum Epithel zusammengefügten Zellen der Keimhaut höher geworden sind, erst kubisch, später cylindrisch, während umgekehrt in der Peripherie die Zellen sich immer mehr abgeflacht haben und dementsprechend durchsichtiger erscheinen. Bald ist an dem ovalen Schild auch ein vorderer und ein hinterer Rand zu erkennen, indem an letzterem sich eine kleine, weifs erscheinende Stelle als ein nach hinten gerichteter Vorsprung absetzt, der sogenannte Primitivknoten (Mehnert) oder die Primitivplatte (Will), der Ausgangspunkt und das Zentrum für alle weiteren Bildungsvorgänge (Fig. 84 *pr*).

Schon in dieser Lage des Primitivknotens als des zukünftigen Bildungscentrums ist ein sehr wichtiger Unterschied in der Keimblattbildung der Reptilien, an welche sich die Vögel und Säugetiere anknüpfen lassen, gegenüber der Keimblattbildung in den meroblastischen Eiern der Elasmobranchier und Teleostier gegeben. Denn während bei diesen die Prozesse, die zur Ausbildung des embryonalen Körpers führen, vom Rand der Keimhaut aus ihren Ursprung nehmen,

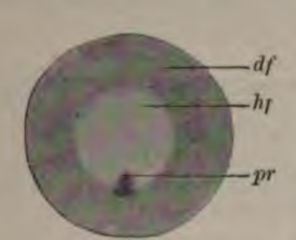


Fig. 83.



Fig. 84.

Fig. 83. **Keimhaut eines Wasservogels, Haliplana, mit dunklem und hellem Fruchthof** (*df* u. *hf*) **und mit der ersten Andeutung des Primitivstreifens** (*pr*). Nach Schauinsland.

Fig. 84. **Embryonalschild mit Primitivplatte vom Embryo von Lacerta mur.** Nach Will.

sch Embryonalschild, *pr* Primitivplatte.

spielen sie sich in den jetzt zu untersuchenden Klassen der Wirbeltiere mehr oder minder annähernd in ihrer Mitte ab. Infolgedessen ist in ersterem Fall das hintere Ende des Embryos bis zur Zeit, wo die Schwanzknospe auftritt, immer mit dem Rande der Keimhaut verbunden: der Embryo entwickelt sich, wie man das Verhältnis kurz ausdrücken kann, randständig, und zwar, wie wir gesehen haben, unter Beteiligung des Zellenmaterials des Randes, welcher zugleich die Urmundlippe darstellt. Im zweiten Fall spielt bei der Entwicklung des Embryo der Rand der Keimhaut gar keine Rolle und besitzt überhaupt andere Eigenschaften als bei den Elasmobranchiern und den Teleostiern, bei denen er in grofser Ausdehnung zum Urmundrand wird. Der Embryo bildet sich, um das Verhältnis wieder durch ein Schlagwort zu bezeichnen, mittelständig.

Von der Primitivplatte geht die Entwicklung des inneren Keimblattes aus. In ihrem Bereich ist, im Unterschied zum Embryonalschild mit seinen hohen Cylinderzellen, die Trübung durch eine erhebliche Wucherung der Zellen hervorgerufen worden, wodurch ein dicker

Knoten teils fester, teils locker verbundener Elemente zustande kommt. Im Anschlufs hieran haben sich die in der Keimhöhle zerstreuten Dotterzellen zu einer zweiten Schicht unter der Decke der Keimblase, unter den Cylinderzellen des Schildes, zusammengefügt; sie sind meist abgeplattet, von verschiedener Form und Gröfse und hängen meist nur locker untereinander zusammen. Sie stellen das neugebildete innere Keimblatt dar, welches von KUPFFER als Paraderm oder Dotterblatt, von VAN BENEDEN als Lecithophor beschrieben worden ist (Fig. 85).

Ähnlich wie bei den Reptilien liegen die Verhältnisse bei den Vögeln, obwohl bei ihnen eine Primitivplatte nicht zu erkennen ist. Gleich nach der Ablage besteht die Keimhaut vom Huhn, auf dem Durchschnitt untersucht, aus mehreren Zellenlagen, die sich in ihrer Beschaffenheit voneinander unterscheiden. Die oberflächlichen Zellen sind zu einer festen Epithelmembran untereinander verbunden, sie sind kubisch oder cylindrisch und im Bereich des hellen Frucht-



Fig. 85. **Medianschnitt durch eine Keimhaut mit Primitivplatte von Lacerta muralis.** Nach WELDON.
pr Primitivplatte, *dl* dorsale Urmundlippe.

hofes durch einen feinen Spalt von den tieferen Zellenlagen getrennt, dagegen im Randbezirk des dunkeln Fruchthofes von ihnen nicht abzugrenzen. Die darunter gelegenen Zellen zeigen ein minder beständiges Verhalten und liegen, je mehr das Ei in seiner Entwicklung zurück ist, um so lockerer und unregelmäfsiger in kleinen Gruppen und Strängen zusammen, die eine Art Netzwerk bilden. In der Mitte der Area pellucida ist die untere Schicht dünner und breitet sich über einer kleinen Höhle aus, die sie vom weifsen Dotter des PANDERschen Kerns trennt und Keimhöhle oder subgerminale Höhle heifst. Auch in ihr finden sich vereinzelte runde Furchungskugeln, zum Teil unmittelbar auf dem weifsen Dotterboden, der selbst eine Anzahl Kerne einschliefst und das centrale Dottersyncytium VIRCHOWS darstellt. Nach dem Randbezirk (Area opaca) zu wird die untere Schicht, besonders entsprechend dem späteren hinteren Rand, dicker und liegt unmittelbar dem weifsen Dotter auf, welcher mit seinen eingestreuten Kernen ein peripheres Dottersyncytium ausmacht. Man hat den gesamten, etwas verdickten, zelligen Rand der Keimhaut Randwulst (GÖTTE) oder Keimwulst (KÖLLIKER), bourellet blastodermique (DUVAL) genannt.

Der so beschaffene Keim ist meiner Ansicht nach noch nicht zweiblättrig, wie vielfach angenommen wird, er befindet sich erst am Ende des Blastulastadiums; es entspricht die oberflächliche festgefügte Schicht kubischer Zellen der Decke der Keimblase, der enge Spalt unter ihr der Furchungs- resp. Keimblasenhöhle, und die locker auf dem weifsen Boden verstreuten vegetativen Zellen lassen sich dem Boden der Keimblase vergleichen. Ein inneres Keimblatt ist erst von dem Zeitpunkt an vorhanden, wenn sich die zuvor locker verteilten und meist kugeligen Zellen unter starker Abplattung zu

einer wirklichen Membran fester zusammengeordnet haben. Zuweilen nimmt diese Umwandlung schon vor der Bebrütung ihren Anfang, in den meisten Fällen ist sie ihre erste Folge.

An Längsschnitten (Fig. 86 u. 87) findet man dann im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes unter der oberflächlichen Schicht cylindrischer Zellen, der ursprünglichen Decke der Keimblase, die jetzt zum äufseren Keimblatt geworden ist, durch einen scharfen Spalt von ihm getrennt, ein dünnes Häutchen abgeplatteter Zellen, das Entoderm. Es hängt nach hinten mit dem hier dicker gewordenen Randwulst zusammen, in einer Gegend, welche sich etwa der Primitivplatte der Reptilien würde vergleichen lassen, während es nach vorn zu und etwas seitwärts mit freiem unregelmäfsigem Rand aufhört. Im vorderen Bereich des hellen Fruchthofes breitet sich daher das

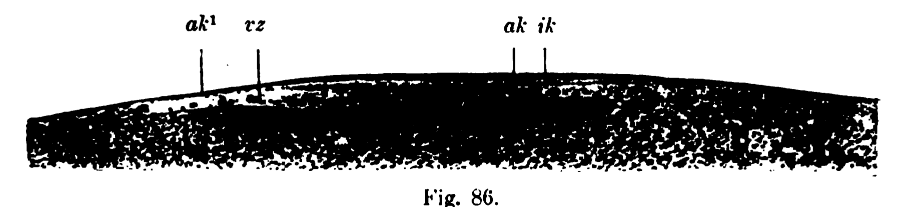


Fig. 86.



Fig. 87.

Fig. 86. **Sagittaler Durchschnitt durch die Keimhaut des Hühnchens, einige Stunden nach Beginn der Bebrütung.** Nach Hertwig.

Fig. 87. **Ein Stück der Keimhaut von Fig. 86, aus dem Bezirk, wo das innere Blatt mit freiem Rand aufhört**; stärker vergröfsert. Nach Hertwig.

ak, *ik* Äufseres und inneres Keimblatt, *vz* isolierte vegetative Zellen, *ak*[1] Bezirk des äufseren Keimblattes, unter welchem das innere noch fehlt.

äufsere Keimblatt bis zum vorderen Randwulst unmittelbar über einer Höhle aus, welche man als Keimblasenhöhle bezeichnen und nach hinten in die Urdarmhöhle verfolgen kann. Wie auf früheren Stadien sind in den Höhlen und auf dem Dotterboden noch einzelne runde Embryonalzellen zerstreut, die allmählich an Zahl abnehmen und zum Wachstum des unteren Keimblattes aufgebraucht werden. Unter ihnen befinden sich auch einzelne, nur aus Dotter bestehende, gröfsere und kleinere Kugeln, die Megasphären von His, die nichts anderes als vom Dotter abgelöste Ballen sind und zur Ernährung der Zellen der Keimblätter dienen. Nach längerer Dauer der Bebrütung dehnt sich das innere Keimblatt mit seinem freien Rand weiter nach vorn und seitlich aus und verschmilzt dann zuletzt auch hier mit dem Randwulst, wodurch seine Bildung ihren Abschlufs findet (Fig. 88).

Wie aus dieser Darstellung hervorgeht, gleicht die Art und Weise, wie sich bei Reptilien und Vögeln das innere Keimblatt anlegt, sehr wenig den bisher beschriebenen Formen der Gastrulation beim Amphioxus, bei den Amphibien und Fischen. Von einer wirklichen Einstülpung ist keine Spur mehr nachzuweisen. Es läfst sich am besten

der Vorgang als eine Unterwachsung der Decke der Keimblase durch die zerstreuten vegetativen Zellen und feste Vereinigung derselben zu einem inneren Keimblatt definieren. Auf die Frage, inwieweit dieser Vorgang von den ursprünglichen Verhältnissen durch Nachweis von Übergangsformen ableitbar ist und als eine stark abgeänderte Modifikation der Gastrulation gedeutet werden kann, hier eine Antwort zu geben, würde uns zu weit führen. Genaueres findet sich hierüber in der 7. Auflage des Lehrbuchs und im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre (S. 824 u. 859).

Ebenso schwierig als bei den Vögeln ist die Entwicklung des inneren Keimblattes bei den Säugetieren auf die Gastrulation der übrigen Wirbeltiere zurückzuführen. Das bei den Untersuchungen am meisten benutzte Objekt, welches wir auch unserer Darstellung zugrunde legen wollen, ist gewöhnlich das Kaninchen gewesen; aufserdem sind noch Fledermaus, Maulwurf, Schwein, Schaf, Igel, Beuteltiere etc. untersucht worden. Während das Ei der Säugetiere im Eileiter durch die Flimmerbewegung des Epithels langsam nach der Gebärmutter hingetrieben wird, ist es durch den Furchungsprozefs in einen kugeligen Haufen kleiner Zellen zerfallen (Fig. 25). Darauf entsteht in seinem Innern durch Abscheidung von Flüssigkeit eine kleine spaltförmige Höhle (Fig. 89 *kb*). Der Keim ist somit in das Blasen- oder Blastulastadium eingetreten. Die Wand der Keimblase oder Vesicula blastodermica wird, wie schon seit BISCHOFFS Arbeiten bekannt ist, aus einer einzigen Lage mosaikartig angeordneter, polygonaler Zellen gebildet, einen kleinen Bezirk ausgenommen. Hier ist die Wand wie bei der Keimblase der Amphibien durch einen Haufen etwas körnchenreicherer und dunklerer Zellen * verdickt, welche einen in die Keimblasenhöhle vorspringenden Höcker bedingen.



Fig. 88. **Durchschnitt durch den Rand der Keimhaut eines sechs Stunden bebrüteten Hühnereies.** Nach DUVAL.

ak Äufseres Keimblatt, *dz* Dotterzelle, *dk* Dotterkerne, *dw* Dotterwall.

Für die weitere Entwicklung der Säugetiere ist nun vor allem der Umstand besonders charakteristisch, dafs sich die Keimblase bei ihnen, wie bei keinem anderen Wirbeltier, durch Zunahme von Flüssigkeit, die viel Eiweifs enthält und bei Zusatz von Alkohol körnig gerinnt, aufserordentlich vergröfsert (Fig. 90) und bald einen Durchmesser von 1 mm gewinnt. Natürlich ist bei diesen Wachstumsvorgängen auch die Zona pellucida (*zp*) verändert und zu einem dünnen Häutchen ausgedehnt worden. Ihr liegt eine schon von den Wandungen des Eileiters ausgeschiedene Gallerte auf. Die Wand der Keimblase ist an den 1 mm grofsen Eiern vom Kaninchen sehr dünn geworden. Die in einfacher Schicht angeordneten, mosaikartigen Zellen haben sich stark abgeplattet. Auch der in die Keimblasenhöhle vorspringende Zellenhöcker hat sich umgewandelt und sich mehr und mehr in die Fläche zu einer scheibenförmigen Platte ausgebreitet, welche sich mit zugeschärftem Rande allmählich in den verdünnten Wandteil der Keimblase fortsetzt. An der Platte spielen

sich, wie an der Keimscheibe der Reptilien und Vögel, die weiteren Entwicklungsprozesse in erster Linie ab. Ihre oberflächlichsten Zellen sind zu dünnen Schüppchen abgeplattet, wie sie auch sonst die Wand der Blase bilden; ihre anderen, zwei- bis dreifach übereinandergelagerten Elemente dagegen sind gröfser und protoplasmareicher.

Bis hierher befindet sich das Ei der Säugetiere noch auf dem Keimblasenstadium; es besteht überall aus einem einzigen Keimblatt. Zwei Keimblätter treten erst an Eiern auf, die schon mehr als 1 mm Durchmesser besitzen und etwa fünf Tage alt sind. An der Stelle, wo früher die Zellenplatte lag, ist jetzt bei Betrachtung von der Fläche (Fig. 91) ein weifslicher Fleck zu sehen, der anfangs rund, später oval und birnenförmig wird. Er entspricht dem Embryonalschild der Reptilien (Area embryonalis, Embryonalfleck KÖLLIKERS) und

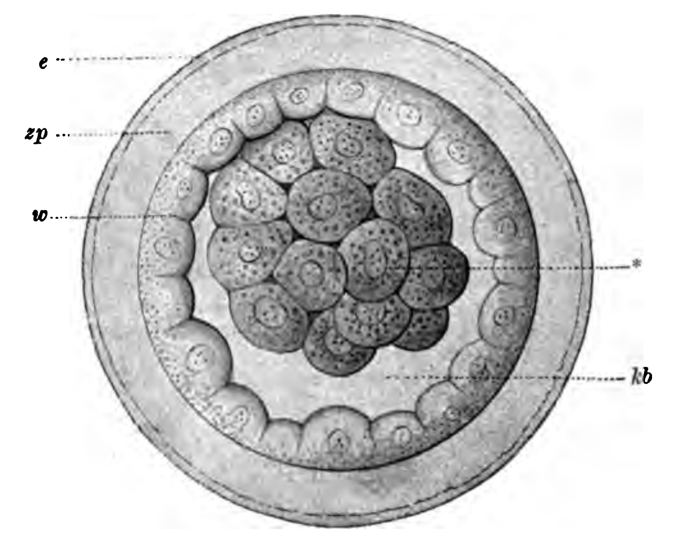


Fig. 89. **Keimblase eines Kanincheneies.** Nach E. VAN BENEDEN. *e* Eiweifshülle, *zp* Zona pellucida, *w* auseinfacherZellenlage aufgebaute Wand der Keimblase, *kb* Furchungshöhle, die sich allmählich zur Keimblasenhöhle erweitert. * Haufen von Embryonalzellen.

ist daher mit demselben Namen belegt worden. Er besteht aus zwei durch einen deutlichen Spalt getrennten und voneinander ablösbaren Keimblättern (Fig. 92). Von diesen ist das innere Keimblatt (*ik*) eine einzige Lage stark abgeplatteter Zellen. Das äufsere Keimblatt (*ak*) dagegen ist erheblich dicker und verursacht dadurch das dunklere Aussehen des Teils der Blasenwand, welcher den Schild bildet; es ist aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt: 1) aus einer tieferen Lage kubischer oder rundlicher, gröfserer Elemente und 2) aus einer oberflächlichen Lage vereinzelter, platter Zellen, die von RAUBER zuerst genauer beschrieben worden sind und nach ihm als RAUBERsche Schicht bezeichnet werden. Nach den Rändern des Schildes zu verdünnt sich das äufsere Blatt, wird einschichtig und setzt sich in die abgeplatteten, grofsen Elemente fort, die wir schon auf dem Keimblasenstadium den gröfsten Teil der Blasenwand haben allein ausmachen sehen. Das innere Keimblatt ist anfänglich nur an einem kleinen Teil der Blasenwand, am Schild und in seiner nächsten Umgebung, entwickelt; es hört mit einem gezackten Rande frei auf; hier finden sich locker aneinandergrenzende, amöboide Zellen,

die durch ihre Vermehrung und Ortsveränderung wohl das Weiterwachstum des Blattes bedingen. Dieses breitet sich nämlich an den älteren Eiern von dem Schild nach dem entgegengesetzten Eipol langsam aus, wodurch nach und nach die ganze Keimblase zweiblätterig wird. Während dies geschieht, gehen auch Veränderungen an dem oval gewordenen und etwas vergröfserten Schild vor sich. Die

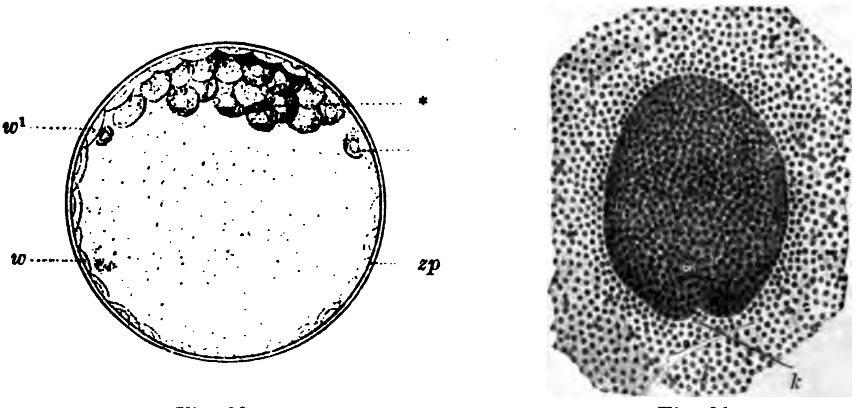


Fig. 90. Fig. 91.

Fig. 90. **Ältere Keimblase eines Kaninchens.** Nach E. van Beneden. *zp* Zona pellucida, *w* einfache, noch mehr als in Fig. 89 verdünnte Wand der Keimblase, * Haufen der Embryonalzellen von Fig. 89, abgeplattet zu einer Scheibe, die den abgeplatteten Zellen der Blasenwand w^1 anliegt.

Fig. 91. **Ein Stück Keimhaut mit Embryonalschild von einem Hundeei 16 Tage nach der letzten Begattung von der Fläche gesehen.** Nach Bonnet. *k* Randkerbe.

Rauber sche Schicht verschwindet, die unter ihr gelegenen, kubischen oder kugeligen Zellen sind cylindrisch geworden und schliefsen noch dichter zusammen. Beide primären Keimblätter sind jetzt nur einschichtig.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen auch die beiden folgenden Figuren, welche ein sieben Tage altes Kaninchenei in zwei

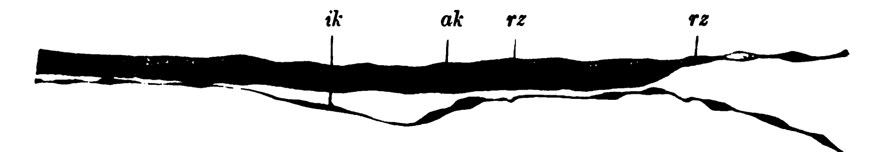


Fig. 92. **Schnitt durch den Embryonalschild eines Kaninchenkeims, fünf Tage nach der Empfängnis.** Nach Kölliker.
ak, *ik* Äufseres und inneres Keimblatt, *rz* Rauber sche Deckschicht.

verschiedenen Ansichten darstellen. B e i B e t r a c h t u n g v o n o b e n (Fig. 93) ist der jetzt oval gewordene Schild (*ag*) zu sehen. B e i s e i t l i c h e r A n s i c h t (Fig. 94) kann man drei Bezirke an der Keimblase unterscheiden: 1) den Schild (*ag*), 2) einen die obere Hälfte der Blase einnehmenden und bis zur Linie *ge* reichenden Bezirk, in welchem die Wand noch zweiblätterig ist, aber die Zellen des äufseren

und inneren Keimblattes stark abgeplattet sind, und 3) einen nach abwärts von der Linie *ge* gelegenen Abschnitt, wo die Blasenwand nur von dem äufseren Keimblatt gebildet wird.

Es erhebt sich jetzt die wichtige Frage, in welcher Weise sich bei den Säugetieren die zweiblätterige aus der einblätterigen Anlage entwickelt. Nach der Kleinheit des Eies, nach dem Verlauf des Furchungsprozesses und nach der Beschaffenheit der Keimblase, die eine grofse, mit Flüssigkeit erfüllte Höhle einschliefst und nur von einer dünnen Zellenlage umgrenzt wird, liefse sich erwarten, dafs die Gastrulabildung in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus vor sich gehen und die eine Hälfte der Blasenwand gegen die andere zum Becher eingestülpt werden müfste. Das ist nun aber keineswegs der Fall. Vielmehr deuten alle bekannt gewordenen Erscheinungen darauf hin, dafs die Eier der Säugetiere hinsichtlich ihrer Keimblattbildung sich mehr an die grofsen, dotterreichen Eier der Reptilien und Vögel unmittelbar anschliefsen.

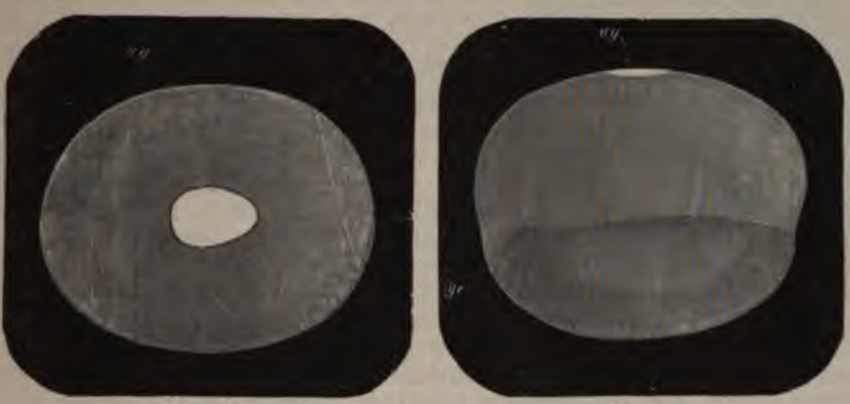


Fig. 93. Fig. 94.

Fig. 93 u. 94. **Keime des Kaninchens von sieben Tagen ohne äufsere Eihaut, Länge 4,4 mm.** Nach Kölliker. 10 mal vergröfsert.

Fig. 93 von oben, Fig. 94 von der Seite gesehen.

ag Embryonalschild (Area embryonalis); *ge* die Stelle, bis zu welcher die Blasenwand doppelblätterig ist.

Dieser Umstand sowie auch noch manche anderen Verhältnisse, die im achten Kapitel ausführlicher besprochen werden sollen, lassen die Annahme als notwendig erscheinen, dafs die Säuger von Tieren abstammen, welche grofse, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sind. Ihre Eier haben demnach aus später (Kap. VIII) noch genauer zu erörternden Gründen ihren Dottergehalt zum gröfsten Teil wieder eingebüfst; sie sind nicht ursprünglich dotterarm, sondern sind erst nachträglich wieder dotterarm geworden; ihre Gastrulation kann daher auch nicht mehr nach dem ursprünglichen und einfachen Typus eines Amphioxuseies verlaufen. Sie ist ebenso wie bei den Reptilien und Vögeln aufserordentlich modifiziert. Auch hierüber ist das Nähere in meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und im Handbuch Bd. I S. 907 nachzulesen.

Als Eigentümlichkeit für mehrere Ordnungen der Säugetiere (z. B. für Wiederkäuer, Schweine u. dgl.) ist noch zu erwähnen, dafs

ihre Vesicula blastodermica frühzeitig zu einem aufserordentlich langen und feinen Schlauch auswächst, der sich in den Hörnern des Uterus bicornis einbettet. Ein solcher ist vom Schaf in Fig. 95 auf zwei Drittel verkleinert dargestellt, nach einem Präparat von BONNET,

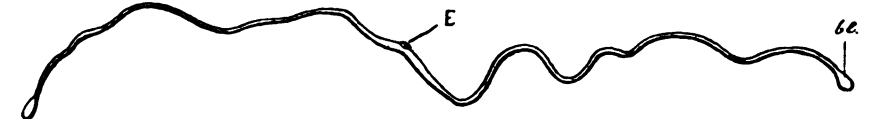


Fig. 95. **Langer Eischlauch des Schafes, 12 Tage 2 Stunden nach der Begattung herauspräpariert**; auf zwei Drittel verkleinert. Nach BONNET.
E Embryonalschild, *bl* blasenartige Erweiterung des Schlauches an seinen Enden.

welches 12 Tage nach der Begattung aus dem Uterushorn isoliert wurde. Der sehr kleine Embryonalschild (*E*) ist in der Mitte des Schlauches zu sehen.

b) die zweite Phase der Gastrulation.

Die zweite Phase der Keimblattbildung ist bei den Amnioten ausgezeichnet durch eine lebhafte Wucherung des äufseren Keimblattes, welche das Material zur Anlage der Chorda und des mittleren Keimblattes liefert. Hierbei kommt es bei den Reptilien zu einer Einstülpung, die seit ihrer Entdeckung durch KUPFFER lange Zeit für die Gastrulatasche gehalten und der Gastralhöhle des Amphioxus und der Amphibien verglichen worden ist. Obgleich die Ähnlichkeit eine sehr grofse ist, mufs der Vergleich doch als ein irriger bezeichnet werden, da die Zellen, welche einwachsen und die Einstülpungshöhle begrenzen, nicht zur Auskleidung des Darmraumes dienen, also nicht das Darmdrüsenblatt liefern, welches ja auf der ersten Phase der Gastrulation schon entstanden ist (Paraderm von KUPFFER). Vielmehr läfst sich die eingestülpte Zellmasse allein der Wucherung vergleichen, welche bei den Amphibien auf der zweiten Phase der Keimblattbildung in der Umgebung des Blastoporus und bei den Elasmobranchiern vom Urmundrand aus zwischen die primären Keimblätter hineinwächst und als eine geschlossene Falte, als eine Coelomtasche, gedeutet worden ist. Die Einstülpungshöhle der Reptilien entspricht mithin nur dem unter der Chordaanlage gelegenen Hohlraum und den Spalten, die sich von hier und vom Urmundrand zwischen beide Blätter des Mesoblasts hineinsenken. Daher habe ich mit Rücksicht auf die spätere Verwendung des Zellenmaterials die Einstülpung bei den Reptilien als Mesodermsäckchen bezeichnet.

Wir lernen hier einen interessanten Unterschied in der Bildung der Keimblätter zwischen niederen und höheren Wirbeltieren kennen. Während bei dem Amphioxus, den Cyklostomen, Ganoiden und Amphibien, den Elasmobranchiern und Teleostiern der Charakter der Einstülpung deutlich bei der Entwicklung des inneren Keimblattes, weniger und stärker modifiziert beim mittleren Keimblatt hervortritt, ist das Umgekehrte bei den Reptilien der Fall.

Der Tatbestand selbst ist folgender: An der Primitivplatte, die schon oben (S. 87) als das Centrum für alle weiteren Bildungsvorgänge bezeichnet wurde, entsteht später in der gewucherten Zellen-

masse, mit welcher das schon vorhandene Darmdrüsenblatt zusammenhängt, eine kleine Grube, die sich mehr und mehr zu einem Blindsack vertieft (Fig. 96). Das Mesodermsäckchen (Fig. 97) wächst in den Spaltraum zwischen die beiden schon vorhandenen primären Keimblätter, sie auseinander drängend, hinein, wobei sein geschlossenes Ende nach vorn gerichtet ist. Seine Öffnung auf der Primitivplatte (Fig. 96) stellt längere Zeit einen queren Spalt dar, der von einer vorderen und hinteren Lippe begrenzt wird. Die vordere Lippe (Fig. 97) ist schärfer ausgeprägt und springt nach aufsen stärker als die hintere Lippe vor, welche sich ohne schärfere Abgrenzung in der Primitivplatte verliert. Später krümmt sich die vordere Lippe halbmondförmig mit nach hinten gerichteter Konkavität, sie wird hufeisenförmig und umfafst einen kleinen nach aufsen vorspringenden Höcker, welcher sich dem RUSCONIschen Dotterpfropf vergleichen läfst. Die Öffnung des Säckchens entspricht dem Urmund der Amphibien zur Zeit, wo sich in seinem Umkreis das mittlere Keimblatt anlegt, also auf der zweiten Phase der Gastrulation; sie kann daher in dieser Beschränkung als der Urmund der Reptilien in späterer Zeit bezeichnet werden.



Fig. 96. **Oberflächenbild der Keimhaut der Natter mit breiter Urmundspalte.** Nach HERTWIG.

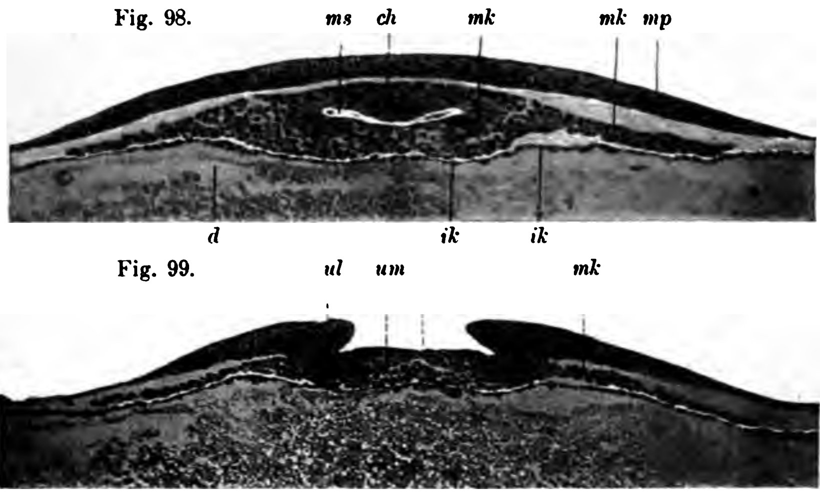
Am Mesodermsäckchen der Reptilien, für welche die Natter als Vertreter gewählt ist, sind noch folgende Einzelheiten und Veränderungen festzustellen, worüber uns Längs- und Querschnitte unterrichten (Fig. 97 u. 98). Ein medianer Streifen seiner Decke (Fig. 97), welcher durch einen schmalen Spalt vom Cylinderepithel des Embryonalschildes getrennt wird, ist sehr dick und aus länglichen cylindrischen Zellen zusammengesetzt, er entspricht der Chordaanlage der bisher besprochenen Wirbeltiere (Fig. 53, 62, 81 *ch*). Der Boden ist nach vorn verdünnt und besteht aus platten Zellen, während er sich nach hinten verdickt und in die Primitivplatte übergeht. Aus den seitlichen Wandungen des Mesodermsäckchens sind, wie man am besten an



Fig. 97. **Längsschnitt durch eine Keimhaut der Natter mit grofsem Mesodermsäckchen kurz vor dem Durchbruch seines Bodens.** Nach HERTWIG.

Querschnitten sieht (Fig. 98), solide Zellmassen, die mittleren Keimblätter in den Spaltraum zwischen innerem und äufserem Keimblatt links und rechts von der Chordaanlage hineingewachsen und sitzen ihm wie zwei Flügel an, die sich nach ihrem Rand hin allmählich verdünnen. Von den Grenzblättern überall durch einen Spalt getrennt, können sie nur aus der Wand des Mesodermsäckchens ihren Ursprung genommen haben. Sie entsprechen dem parachordalen oder gastralen Mesoblast der Amphibien und Fische. Aber auch der peristomale Teil fehlt nicht, wie ein Durchschnitt etwas hinter der vorderen Urmundlippe zeigt (Fig. 99).

Auch an den seitlichen Urmundlippen, die das vordere Ende der Primitivplatte zwischen sich fassen, sieht man ebenfalls zwei Mesodermflügel, die noch etwas weniger stark entwickelt sind, sich zwischen die Grenzblätter hineinschieben.



Zwei Querschnitte durch das Mesodermsäckchen einer Natter, deren Keim sich etwa auf dem in Fig. 96 abgebildeten Stadium befindet. Nach HERTWIG.

Fig. 98. **Querschnitt in geringer Entfernung vor der vorderen Urmundlippe.** — Fig. 99. **Querschnitt hinter der vorderen Urmundlippe.**

ch Chordaanlage, *d* Dotter, *ik*, *mk* inneres und mittleres Keimblatt, *ms* Höhle des Mesodermsäckchens, *ul* seitliche Urmundlippe, *um* Boden des Mesodermsäckchens, *mp* Medullarplatte.

Ehe wir die weiteren Schicksale des Mesodermsäckchens bei den Reptilien verfolgen, sei vorher noch auf die entsprechenden Bildungen bei Vögeln und Säugetieren eingegangen. Auch bei diesen entstehen in einem beschränkten medianen Bezirk, welcher der Primitivplatte der Reptilien entspricht, aber schmäler und dafür viel länger ist, Wucherungen des äufseren Keimblattes und liefern eine seiner unteren Fläche ansitzende leistenförmige Verdickung. Die Leiste ist in der Embryologie der Vögel und Säugetiere schon seit langer Zeit unter dem Namen des Primitivstreifens bekannt und viel besprochen worden.

Sowohl bei den Vögeln (Fig. 100) als bei den Säugetieren (Fig. 101) entsteht der Primitivstreifen im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes, er fällt in seiner Richtung mit der späteren Medianebene des Embryo zusammen, ist etwa 1 mm lang und 0,2 mm breit.

Bei Flächenbetrachtung der abgelösten und auf hellem Grund ausgebreiteten Keimhaut (Fig. 100 u. 101) erscheint er als ein trüberer, weil zellenreicherer Streifen, auf dessen Oberfläche, besonders in der vorderen Hälfte, bald mehr bald minder deutlich die Primitivrinne eingegraben ist. Das vordere Ende des Streifens ist besonders bei den Säugetieren zum Primitiv- oder HENSENschen Knoten verdickt, in welchem die Primitivrinne sich häufig tiefer einsenkt und die Primitivgrube bildet. Auch das hintere Ende zeigt

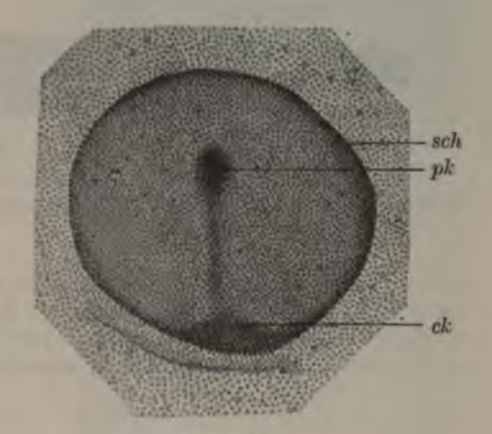


Fig. 100. Fig. 101.

Fig. 100. **Keimhaut vom Wasservogel Haliplana mit weiter entwickeltem Primitivstreifen** (*pr*). Nach SCHAUINSLAND.

s Sichelförmige Verbreiterung oder Endwulst, *hf*, *df* heller und dunkler Fruchthof.

Fig. 101. **Embryonalschild mit Primitivstreifen vom Hundeei.** Nach BONNET.

pk Primitiv-(HENSENscher)Knoten, *ck* Caudalknoten oder Endwulst, *sch* Grenze vom Embryonalschild.

sich in vielen Fällen zu einer sichelförmigen Figur, dem End- oder Caudalwulst (*ck*) verbreitert.

Der Primitivstreifen ist, wie Querdurchschnitte durch Keime von Vögeln (Fig. 102) und Säugetieren (Fig. 103) lehren, einzig und allein



Fig. 102. **Querschnitt durch den Primitivstreifen einer Keimhaut des Hühnchens nach zehn Stunden Bebrütung.** Nach HERTWIG.

ak, *ik* Äufseres und inneres Keimblatt, *pr* Primitivrinne, *w* Zellenwucherung, *mf* Mesodermflügel, *d* Dotter.

durch eine lebhafte Wucherung im äufseren Keimblatt, die längs der axialen Mittellinie stattfindet und sehr zahlreiche Kernteilungsfiguren zeigt, hervorgerufen worden. Die neugebildeten Elemente scheiden aus dem Niveau des äufseren Keimblattes an seiner unteren Fläche aus und treten, wie sich aus der Form der Zellen schliefsen läfst, durch amöboide Bewegungen in den Spaltraum zwischen den beiden Grenzblättern hinein, eine Leiste bildend. An dem Wucherungs-

prozefs ist das innere Keimblatt (*ik*) nicht in der geringsten Weise beteiligt, da es, eine einfache Lage aufserordentlich abgeplatteter Zellen bildend, überall durch einen Spalt vom Primitivstreifen deutlich getrennt ist.

Wie bei den Reptilien die Primitivplatte und das Mesodermsäckchen, ist der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere, sowie

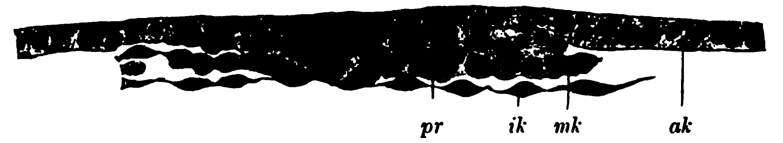


Fig. 103. **Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Kaninchens 6 Tage 18 Stunden nach der Begattung.** Nach Kölliker.
Bezeichnungen wie in Fig. 102.

eine gleich noch zu beschreibende als Kopffortsatz bekannte Verlängerung desselben nach vorn, der Ursprungsort des mittleren Keimblattes. Wie dort, dringen auch hier die durch Wucherung sich noch weiter vermehrenden Zellen in den Spalt zwischen den beiden Grenz-

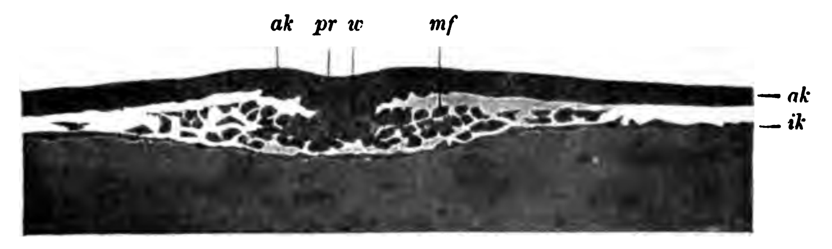


Fig. 104. **Querschnitt durch einen Primitivstreifen eines Hühnerkeimes, der weiter entwickelt ist als in Fig. 102, gleichfalls nach 10 Stunden Bebrütung.** Nach Hertwig.
Bezeichnung wie in Fig. 102.

blättern hinein und liefern zwei flügelförmige Anhänge zu beiden Seiten des Primitivstreifens (Fig. 104). Von ihrem centralen Ursprung aus dehnen sich die beiden Mesodermflügel, je ältere Stadien man untersucht, immer weiter in der Peripherie aus (Fig. 105); sie er-



Fig. 105. **Querschnitt durch den Primitivknoten eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimes.** Nach Rabl.

reichen bald die Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof und dringen von da in den Bereich des letzteren hinein, wo sie in einen dünnen Rand auslaufen. Das so entstandene mittlere Keimblatt wird später kompakter und zellenreicher, und da es, abgesehen vom Primitivstreifen, durch einen Spalt von den Grenzblättern in dieser Periode seiner Entwicklung scharf getrennt ist, kann es von ihnen auch kein Zellenmaterial zu seinem Wachstum beziehen.

Bald nach seiner Entstehung entwickelt sich am Primitivstreifen, wie schon erwähnt, der Kopffortsatz desselben, ein Gebilde, von dem sich nachweisen läfst, dafs es dem Mesodermsäckchen der Reptilien

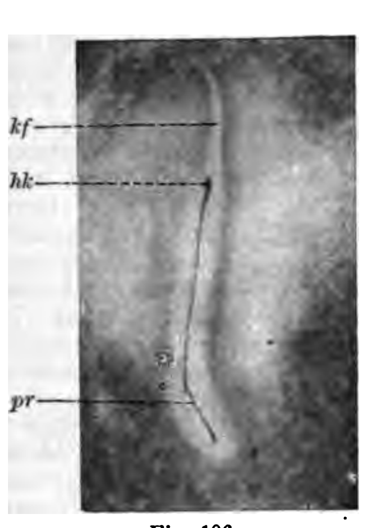




Fig. 106. Fig. 107.

Fig. 106. **Primitivstreifen mit kurzem Kopffortsatz einer 26 Stunden bebrüteten Keimhaut vom Hühnchen.** Nach Hertwig.

Fig. 107. **Keimhaut vom Sperling mit weit entwickeltem Primitivstreifen und Kopffortsatz.** Nach Schauinsland.

df, *hf* Dunkler und heller Fruchthof, *pr* Primitivrinne des Primitivstreifens, *kf* sein Kopffortsatz, *hk* Hensenscher Knoten mit Primitivgrube, *s* Sichel.

homolog ist. Bei Betrachtung der ausgebreiteten Keimhaut von der Oberfläche fällt auf etwas späteren Stadien sowohl bei Keimen von Vögeln (Fig. 106 u. 107) wie von Säugetieren (Fig. 108) ein dunklerer Streifen auf, der vom Hensenschen Knoten aus eine Strecke weit nach vorn in das Embryonalschild hineinreicht. Auf Querschnitten bei einem Säugetier, dem Kaninchen, untersucht, liefert er den in Fig. 109 abgebildeten Befund. Ein dickerer Zellstrang geht zu beiden Seiten in zwei dünnere Zellplatten über, welche die Fortsetzung der vom Primitivstreifen entspringenden Mesodermflügel nach vorn sind. Vom Querschnitt durch den Primitivstreifen selbst

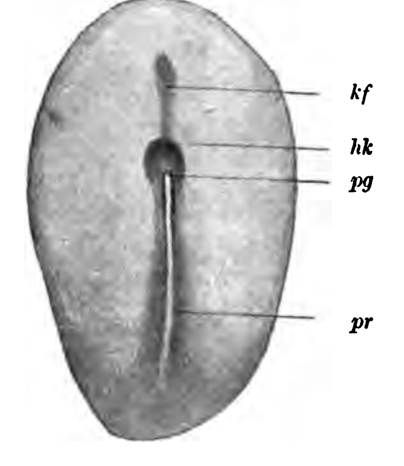


Fig. 108. **Embryonalanlage vom Kaninchen.** Nach E. van Beneden.

pr Primitivstreifen, *kf* Kopffortsatz, *hk* Hensenscher Knoten, *pg* Primitivgrube.

ist das Bild nur dadurch verschieden, dafs der Kopffortsatz durch eine glatte Kontur vom äufseren Keimblatt scharf abgetrennt ist und daher vom HENSENschen Knoten aus frei in den Spaltraum zwischen den Grenzblättern vorragt. Vom Mesodermsäckchen der Reptilien unterscheidet sich der Querschnitt durch den Kopffortsatz des Kaninchens auf den ersten Blick sehr wesentlich dadurch, dafs ihm jede Spur einer Höhlung fehlt. Dort liegt ein hohler, hier ein kompakter Zellstrang vor. Wie wenig aber derartige Unterschiede ins Gewicht fallen und wie leicht in der Entwicklung Höhlungen in Taschen und Ausstülpungen verloren gehen, das zeigt sich auch hier wieder. Denn die vergleichende Entwicklungsgeschichte hat uns mit mehreren Fällen bekannt gemacht, in denen auch bei Säugetieren der Kopffortsatz eine freilich sehr enge Höhle besitzt, die an der Grube des Primitivknotens nach aufsen mündet und gewöhnlich als Chordakanal beschrieben wird. Ein solcher ist z. B. beim Meerschweinchen und Schaf, noch deutlicher aber bei der Fledermaus vorhanden. Von einem Längsschnitt durch denselben hat uns VAN BENEDEN die nebenstehende Abbildung gegeben, welche mit dem Längsschnitt durch das Mesodermsäckchen der Natter in hohem Grade übereinstimmt.



Fig. 109. **Querschnitt durch den Kopffortsatz eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimes, welchem auch die Fig. 105 angehört.** Nach RABL.

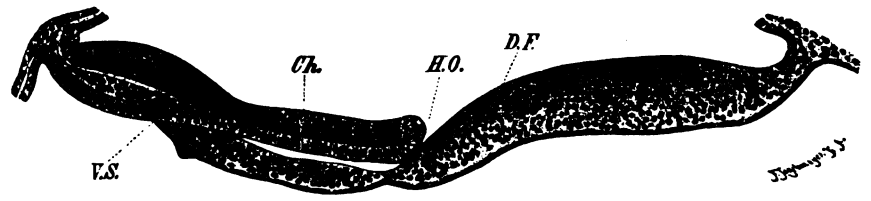


Fig. 110. **Medianschnitt durch den Chordakanal eines Keimes von Vespertilio murinus vor seiner Eröffnung.** Nach E. VAN BENEDEN.

V.S. Vordere Öffnung in einer Querspalte bestehend, *D.F.* Primitivstreifen, *H.O.* hintere Öffnung an der Primitivgrube, *Ch* Chordaplatte.

Den besten Beweis aber für die Richtigkeit der Ansicht, dafs die Primitivplatte und das Mesodermsäckchen der Reptilien einerseits, der Primitivstreifen und der Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere andererseits homologe Gebilde sind, liefert das Studium ihrer weiteren Entwicklung, die in auffälligen Einzelheiten ganz frappante Übereinstimmungen aufweist.

c) Weitere Umwandlungen der Primitivorgane bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

Bei den Reptilien tritt bald nach der Anlage des Mesodermsäckchens ein Stadium ein, auf welchem seine Bodenplatte längs eines Streifens in der Medianebene mit dem dünnen inneren Keimblatt verwächst. Hierauf entstehen an der Verwachsungsstelle in gröfserer Anzahl spaltartige Durchbrechungen, die sich allmählich

erweitern, bis eine einzige grofse Durchbruchsöffnung unter Resorption der Zellbrücken zustande gekommen ist. Das Mesodermsäckchen hat sich demnach jetzt in den unter dem Darmdrüsenblatt gelegenen Raum, in die Urdarmhöhle, geöffnet. Fig. 111 stellt eine vom Dotter abpräparierte Keimhaut vom Gecko dar, an welcher man bei Betrachtung von der unteren Fläche die zahlreichen Durchbruchstellen am Boden des Mesodermsäckchens und die noch stehengebliebenen, zum Netz verbundenen Zellstränge erblickt, die aber später auch noch schwinden.

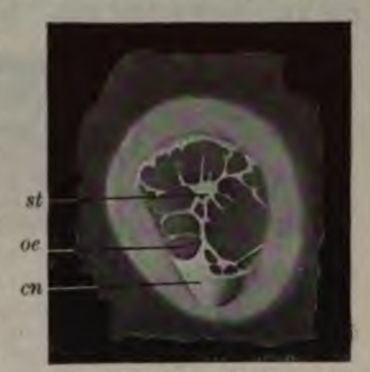


Fig. 111. **Vom Dotter abgehobene Keimhaut vom Gecko, in der Ansicht von unten.** Nach Will.
oe Durch Durchbruch entstandene Öffnungen im Boden des Mesodermsäckchens, *st* stehengebliebene Zellstränge, *cn* untere Wand des Canalis neurentericus.

In die durch den Durchbruch hervorgerufenen Veränderungen geben uns auch die Fig. 112 und 113, ein Medianschnitt und ein Querschnitt durch das eröffnete Mesodermsäckchen der Natter, einen guten Einblick. Durch den Schwund der Bodenplatte ist jetzt die Chordaanlage an die Decke des Urdarms zu liegen gekommen, und hinten geht sie in die vordere Urmundlippe über, unter welcher die Primitivplatte liegt, durch einen Kanal getrennt, der von aufsen in den Urdarm führt. Er entspricht dem Canalis neurentericus, wenn später sich die Nervenplatte zum Rohr schliefst und dabei, wie beim Amphioxus (Fig. 56) etc., den Rest des Urmundes in sich aufnimmt. Der Querschnitt liefert nach der Eröffnung ebenfalls ein ähnliches Bild, wie wir es von den niederen Wirbeltieren schon kennen. Beiderseits von der unter der Nervenplatte und an der Decke des Urdarms gelegenen Chordaanlage entspringt das mittlere Keimblatt und geht

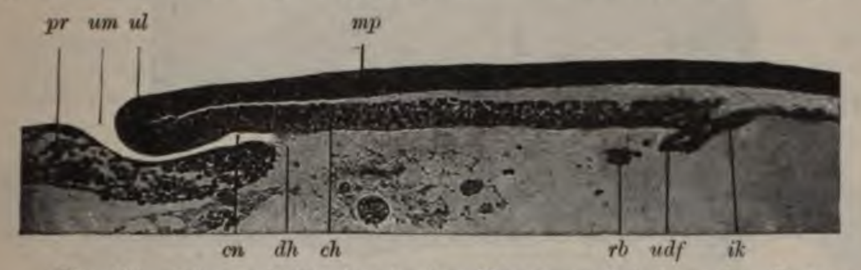


Fig. 112. **Längsschnitt durch das Mesodermsäckchen der Natter, an deren Boden der Durchbruch erfolgt ist.** Nach Hertwig.
pr Primitivplatte, die nach vorn in den Boden des Mesodermsäckchens übergeht, *rb* strangförmige Reste des Bodens, *udf* Urdarmfalte, *ch* Chordaanlage, *ul* vordere Urmundlippe, *mp* Medullarplatte, *ms* Höhle des Mesodermsäckchens, *um* Urmund, *ik* inneres Keimblatt.

an seinem Ursprung links und rechts von der Durchbruchstelle des Säckchens durch die beiden Urdarmfalten (*udf*) in das Darmdrüsenblatt über. Das Verhältnis der Primitivanlagen zu einander ist genau dasselbe, wie wir es in den Fig. 53, 62, 81 kennen gelernt haben.

Was die entsprechenden Vorgänge bei den Vögeln und Säugetieren betrifft, so ist als erster Punkt der Übereinstimmung hervorzuheben, dafs auch bei ihnen sich eine Verwachsung mit dem inneren Keimblatt ausbildet. Dieselbe erfolgt zuerst im Bereich des HENSENschen Knotens und dehnt sich nach vorn über den ganzen Kopffortsatz und nach hinten auf eine bald gröfsere, bald kleinere Fläche des Primitivstreifens aus. So ergeben sich die Durchschnittsbilder,

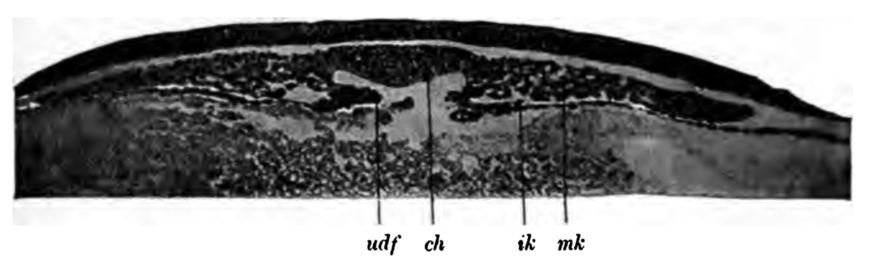


Fig. 113. **Querschnitt durch das Mesodermsäckchen der Natter an der Stelle, wo der Durchbruch in den Urdarm erfolgt ist.** Nach HERTWIG. *ik*, *mk* Inneres und mittleres Keimblatt, *ch* Chordaanlage, *udf* Urdarmfalten.

wie sie in den Fig. 114 und 115 vom Hühnchen, in Fig. 116 vom Kaninchen dargestellt sind. Fig. 114 und 116 zeigen die Verschmelzung am Knoten, in dessen Bereich, ebenso wie am vorderen Ende des Primitivstreifens, alle drei Keimblätter fest untereinander zusammenhängen. Fig. 115 dagegen lehrt, wie am Kopffortsatz nur eine Verwachsung mit dem Darmdrüsenblatt besteht, dagegen

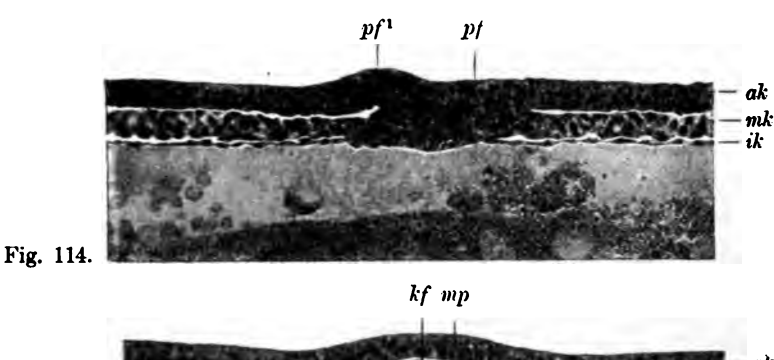


Fig. 114.

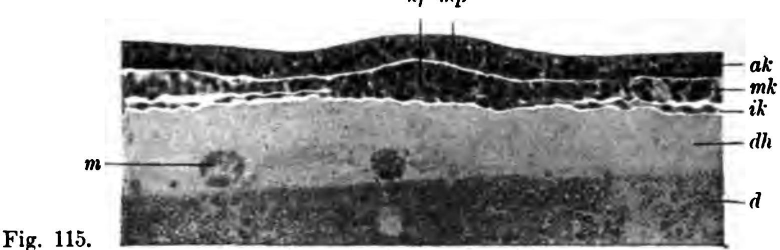


Fig. 115.

Fig. 114. **Querschnitt durch den Hensenschen Knoten eines Hühnerkeimes nach 21 Stunden Bebrütung.** Nach HERTWIG.

Fig. 115. **Querschnitt durch den Kopffortsatz desselben Keimes wie in Fig. 114.**
ak, *ik*, *mk* Äufseres, inneres und mittleres Keimblatt, *pf*[1], *pf* linke und rechte, die Primitivrinne begrenzende Primitivfalte, *kf* Kopffortsatz, *mp* Medullarplatte, *d* Dotter, *dh* Darmhöhle, *m* Megasphären.

das äufsere Keimblatt jetzt durch einen Spalt abgetrennt ist, wie in der entsprechenden Gegend (Fig. 113) bei den Reptilien.

Eine zweite sehr wichtige Übereinstimmung mit den Vorgängen bei den Reptilien ist das so charakteristische Auftreten von einer oder mehreren Öffnungen an bestimmten Stellen der Keimblätter. Am gröfsten ist die Übereinstimmung in den Fällen, wo sich ein Chordakanal im Kopffortsatz, wie beim Meerschweinchen, dem Schaf und der Fledermaus, entwickelt hat. Ein Pendant zu Fig. 111 vom Gecko liefert Fig. 117, die untere Ansicht eines glatt ausgebreiteten Embryonalschildes vom Meerschweinchen mit Primitivstreifen (*pr*) und Kopffortsatz. Dieser läfst eine Anzahl hintereinander gelegener, gröfserer und kleinerer, heller Flecken (o^1—o^3) erkennen, welche nichts anderes als Öffnungen sind, die durch Durchbruch am Boden des Chordakanals entstanden sind.

Ebenso entspricht dem Medianschnitt durch das eröffnete Mesoderm-

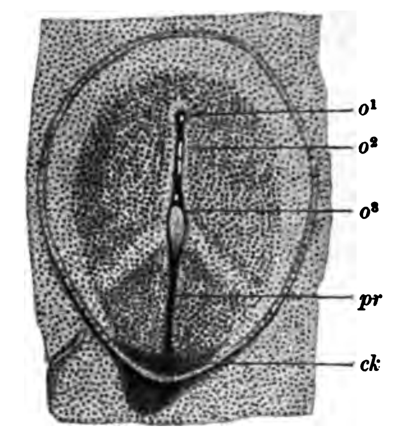


Fig. 116. Fig. 117.

Fig. 116. **Querschnitt durch den Primitivknoten eines Kaninchenkeimes mit fünf Ursegmenten.** Nach RABL.

Fig. 117. **Embryonalschild vom Meerschweinchen mit Primitivstreifen (*pr*) und Kopffortsatz, in welchem eine Reihe von Eröffnungen o^1, o^2, o^3 des Chordakanals entstanden sind.** Nach LIEBERKÜHN.
ck Caudalknoten.

säckchen der Natter (Fig. 112) der Medianschnitt durch einen eröffneten Chordakanal, wie ihn VAN BENEDEN von einem älteren Keim der Fledermaus abgebildet hat (Fig. 118). Der Durchbruch des Bodens,

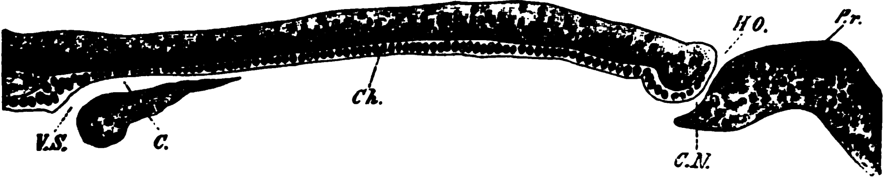


Fig. 118. **Medianschnitt durch den in grofser Ausdehnung eröffneten Chordakanal eines Keimes von Vespertilio murinus.** Nach VAN BENEDEN.
C.N. Neurenterischer Kanal, *C.* vorderer persistierender Teil des Chordakanals, *Pr.* Primitivstreifen, *V.S.* vordere Öffnung, *H.O.* hintere Öffnung des ursprünglichen Chordakanals.

der auf einem jüngeren Stadium (Fig. 110) noch ganz erhalten ist, hat sich fast in der gesamten Länge vollzogen und nur noch zwei Brücken stehen gelassen, ein Stück des Bodens am vorderen Ende, wo er noch geraume Zeit bestehen bleibt, und ein hinteres Stück,

welches wie beim Gecko einen Fortsatz des Primitivstreifens nach vorn bildet. Die Ausmündung des Chordakanals nach aufsen, die am HENSENschen Knoten schon an jüngeren Keimen besteht, stellt nach erfolgtem Durchbruch (Fig. 118) eine Verbindung zwischen Urdarm und der Oberfläche der Medullarplatte, später der Medullarrinne, schliefslich der Höhle am hinterm Ende des Nervenrohrs her und kann daher jetzt als Canalis neurentericus bezeichnet werden.

In den Fällen, in denen ein Chordakanal fehlt, kommt es wenigstens stets an einer Stelle in einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium zu einer Durchbruchsöffnung und zwar am HENSENschen Knoten, von dem schon erwähnt wurde, dafs sich in ihm gewöhnlich die Primitivrinne zu einer Grube vertieft (Fig. 119). Indem ihr Boden

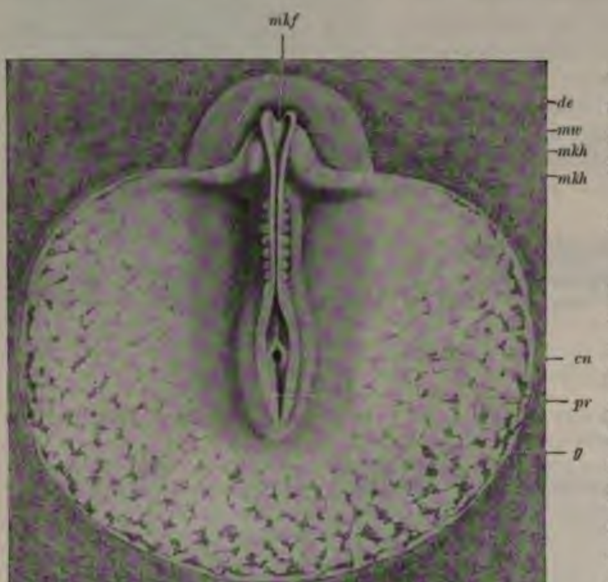


Fig. 119. **Keimhaut von Diamedea mit sieben Paar Ursegmenten, Gefäfshof, Medullarrinne und Medullarwülsten.** Nach SCHAUINSLAND.

cn Canalis neurentericus (Primitivgrube), *pr* Primitivrinne, *g* Gefäfsanlagen, *de* ein vom mittleren Keimblatt noch nicht überzogener Teil des Dotterentoderms, *mw* Medullarwülste, *mkh* Mesodermhörner, *mkf* mesodermfreier Bezirk der Keimhaut, aus dem das Proamnion entsteht.

einreifst, entsteht ein Kanal (*cn*), der ebenfalls als Canalis neurentericus bezeichnet werden mufs, da er später, wenn die Primitivrinne (*pr*) von den Medullarfalten umwachsen wird, die charakteristische Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr herstellt (Fig. 119). Ein solcher ist auch von einem sehr jungen menschlichen Embryo beobachtet worden (Graf SPEE). Die schuhsohlenartige Embryonalanlage (Fig. 120) zeigt eine offene Medullarrinne und an ihrem hinteren Ende einen kurzen Primitivstreifen (*pr*) mit HENSENschen Knoten, der von einem Kanal durchbohrt ist. Derselbe ist sogar auffallend weit, wie der nebenstehende Querschnitt (Fig. 121) lehrt.

Wenn wir zum Schlufs noch in einigen Sätzen das Verhältnis der Keimblattbildung zwischen den Amnioten und amnionlosen Wirbeltieren erörtern, so hat die vergleichende Entwicklungsgeschichte zu dem Ergebnis geführt, dafs die Primitivplatte der Reptilien und die an ihren vorderem Ende gelegene Öffnung, sowie der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere dem Urmund der niederen Wirbeltiere entsprechen. Allerdings sind starke Modifikationen namentlich dadurch

eingetreten, dafs der Urmund bis auf unbedeutende Öffnungen durch Verwachsung geschlossen ist.

Infolgedessen ist die Primitivrinne von einem gewissen Zeitpunkt ihrer Ausbildung an die einzige Stelle in der Keimhaut der Amnioten, **in deren Bereich alle drei Keimblätter, wenn auch nur in geringerer Ausdehnung, längs eines schmalen Streifens untereinander verschmolzen sind und sich als gesonderte Lagen nicht unterscheiden lassen, während sie seitwärts davon durch einen Spalt deutlich getrennt sind.**

Zur Veranschaulichung dieses wichtigen Verhältnisses sollen drei lehrreiche Querschnitte durch die Primitivrinne von Embryonen der Säugetiere und des Menschen dienen. An der tief einschneidenden Primitivrinne einer Embryonalanlage des Kaninchens (Fig. 122 *pr*) hängen alle drei Keimblätter eine Strecke weit untereinander durch eine gemeinsame Zellenmasse zusammen. Dabei kann man mit ziemlicher Deutlichkeit bemerken, wie das äufsere Keimblatt (*ak*) an der Primitivfalte (*ul*) in das parietale Mittelblatt (*mk*[1]) umbiegt, während das viscerale Mittelblatt (*mk*[2]) in das einschichtige Darmdrüsenblatt (*ik*) übergeht. Zwischen den Primitivfalten oder Urmundlippen (*ul*) ist sogar bei Embryonen von Kaninchen und Fledermäusen eine dem Dotterpfropf der Amphibien entsprechende Bildung (Fig. 123 *d*) beobachtet worden.

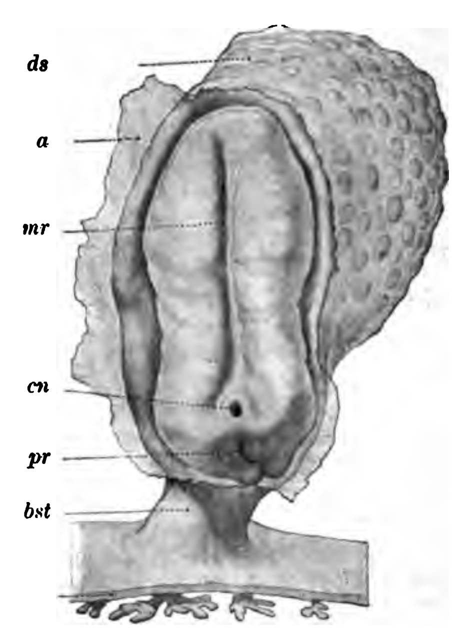


Fig. 120. **Dorsalansicht einer menschlichen schuhsohlenartigen Embryonalanlage mit Dottersack. Das Amnion geöffnet.** Länge 2 mm. Nach Graf Spee.

a Amnion, *bst* Bauchstiel, *cn* äufsere Mündung des Canalis neurentericus, *ds* Dottersack, *mr* Medullarrinne, *pr* Primitivstreifen.

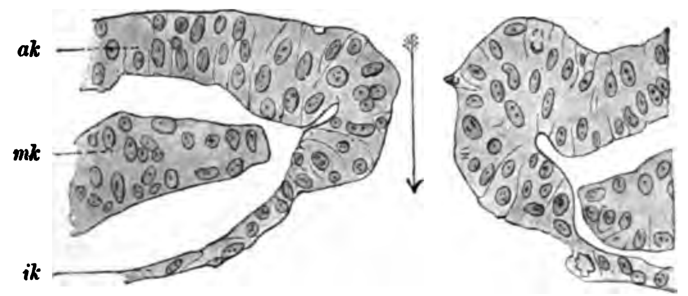


Fig. 121. **Querschnitt durch den Canalis neurentericus des in Fig. 120 abgebildeten menschlichen Embryos.** Nach Graf Spee.

ak, *ik*, *mk* Äufseres, inneres und mittleres Keimblatt.

Es ist nun gewifs von hohem, allgemeinem Interesse, dafs auch die Untersuchung eines aufserordentlich jungen menschlichen Keims durch Graf SPEE ein Querschnittsbild (Fig. 124) geliefert hat, welches der vom Kaninchen mitgeteilten Abbildung zum Verwechseln ähnlich ist. Man sieht dort eine tief einschneidende Primitivrinne und an der leicht kenntlichen Urmundlippe (*ul*) den Umschlag des äufseren Keim-

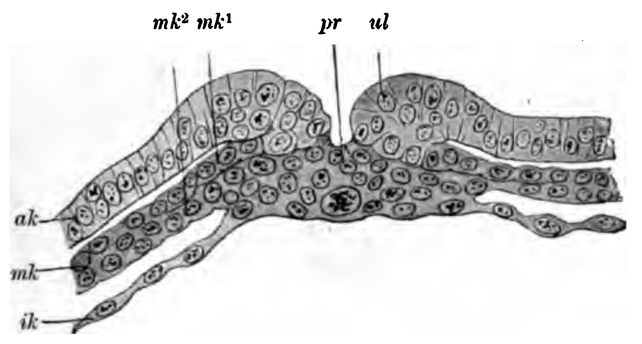


Fig. 122. **Querschnitt durch die Primitivrinne (Urmund) eines Kaninchenkeims.** Nach E. v. BENEDEN. *ak*,*ik*,*mk* Äufseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mk*¹, *mk*² parietale, viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *ul* seitliche Urmundlippe, *pr* Primitivrinne.

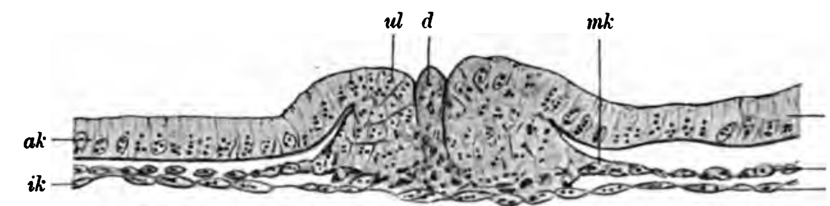


Fig. 123. **Querschnitt durch die Primitivrinne des Kaninchens mit Dotterpfropf** (*d*) **zwischen den beiden seitlichen Urmundlippen** (*ul*). Nach CARIUS.
ak Äufseres, *ik* inneres, *mk* mittleres Keimblatt.

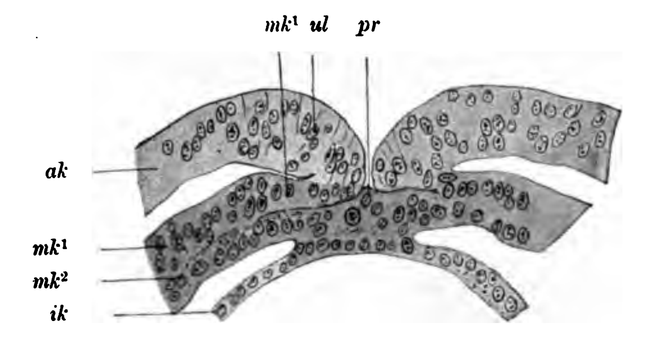


Fig. 124. **Querschnitt durch die Primitivrinne eines menschlichen Keims in der Gegend des Canalis neurentericus** (*pr*). Nach Graf SPEE. Bezeichnung wie in Fig. 122.

blattes (*ak*) in das parietale Mittelblatt (*mk*¹). Von diesem ist das viscerale Mittelblatt eine Strecke weit gut gesondert; es geht unter der Primitivrinne in das innere Keimblatt über, wobei die Umschlagsränder beider Seiten untereinander zu der den Boden der Primitivrinne bildenden Zellenmasse verwachsen sind.

Wenn wir in dem begonnenen Vergleich weiter fortfahren, so entsprechen Mesodermsäckchen der Reptilien und Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere dem Embryonalgebiet der amnionlosen Wirbel-

tiere, das vor dem Urmund an der Decke des Urdarms gelegen die Chordaanlage etc. liefert.

Schnitte durch die Gegend vor der Primitivrinne, auf verschiedenen Stadien der Entwicklung untersucht, liefern daher entsprechende Befunde, wie Schnitte vor dem Urmunde beim Amphioxus (Fig. 50—53), den Amphibien (Fig. 62—66), Selachiern (Fig. 78, 79) etc.

Längs eines schmalen, in der Medianebene gelegenen Streifens, dort vor dem Urmund, hier vor der Primitivrinne, wird die Embryonalanlage nur von zwei Keimblättern gebildet, von welchen das untere zur Chorda zu werden bestimmt ist. Zu beiden Seiten dieses Bezirks geht bei allen Wirbeltieren die zweiblätterige in eine dreiblätterige Anlage über, indem auf das obere Keimblatt das mittlere und auf dieses das Darmdrüsenblatt folgt.

So gleicht z. B. Fig. 125 vom Kaninchen in ganz auffälliger Weise der Fig. 62 vom Triton. Sie zeigt uns die Chordaanlage (*ch*) als

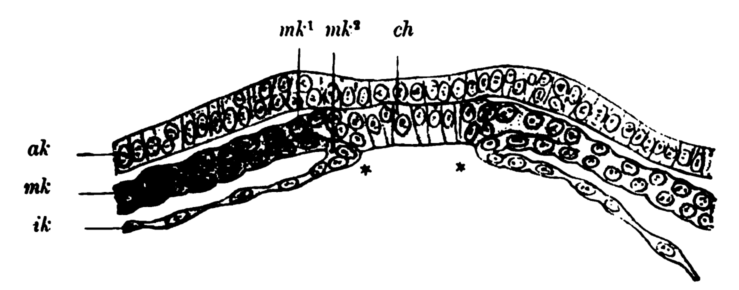


Fig. 125. **Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Kaninchens.** Nach E. van Beneden.

ak, *ik*, *mk* Äufseres, inneres und mittleres Keimblatt, *mk*¹, *mk*² parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *ch* Chorda.

eine einfache Schicht von cylindrischen Zellen, links und rechts begrenzt vom mittleren und vom inneren Keimblatt. Das mittlere Keimblatt besteht aus einer parietalen (*mk*¹) und einer visceralen (*mk*²) Lage platter Zellen, von denen die erstere in die Chordaanlage übergeht, die letztere an dem mit einem Stern bezeichneten Rand der Urdarmfalte in das abgeplattete, einschichtige Epithel des Darmdrüsenblattes (*ik*) umbiegt. Die Umbiegungsstelle springt sogar, wie bei den Amphibien, deutlich als Lippe in den Urdarm vor. Von diesen Verbindungen zur Seite der Chordaanlage abgesehen, ist das mittlere Keimblatt von den Grenzblättern überall durch einen Spaltraum scharf abgesondert.

Wie bei den Amnionlosen können wir auch bei den Amnioten zwei Abschnitte am mittleren Keimblatt bald nach seiner ersten Anlage unterscheiden, einen peristomalen Abschnitt, der in der Umgebung von Primitivplatte und Primitivstreifen entsteht, und einen parachordalen Abschnitt, der sich zu beiden Seiten vom Mesodermsäckchen der Reptilien und dem Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere ausbreitet.

Aus Tatsachen endlich, deren Beschreibung und aus Gründen, deren Erörterung uns hier zu weit führen würde, ergibt sich noch

zwischen Amnionlosen und Amnioten die dritte wichtige Übereinstimmung, dafs die vordere Körperregion bei jenen durch Verwachsung der Urmundränder, bei diesen durch die Umwandlung von Primitivplatte und Primitivstreifen in die Länge wächst. Dabei wird längere Zeit durch das Eigenwachstum von Primitivplatte und Primitivstreifen der an seinem vorderen Ende in der Gegend des HENSENschen Knotens durch Umwandlung eintretende Verlust immer wieder ersetzt. Daher findet man bei Embryonen auf den verschiedensten Stadien, auf dem Stadium der Medullarplatte, der Medullarrinne und des schon zum Teil geschlossenen Nervenrohrs (Fig. 126, 127, 128) hinter der verschieden weit differenzierten Anlage des Centralnervensystems immer noch einen ansehnlichen Primitivstreifen (resp. Primitivplatte) vor. Erst von einem bestimmten Stadium an nimmt der Primitivstreifen an Länge rapid ab, zur Zeit, wo er in das Nervenrohr durch Umwachsung eingeschlossen wird; schliefslich wird er beim Längenwachstume des Rumpfes und Schwanzes aufgebraucht bis auf einen geringen Endabschnitt, der zum After wird. Bei diesen Vorgängen wird peristomaler in parachordalen Mesoblast umgewandelt.

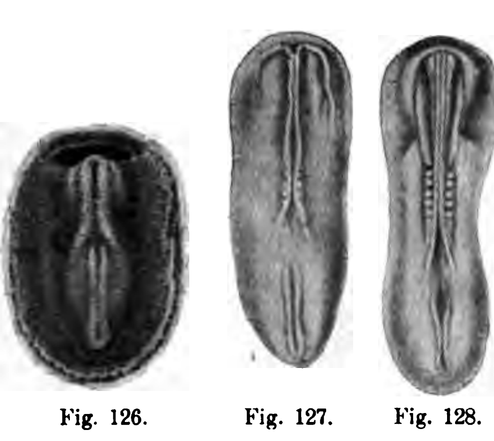


Fig. 126. Fig. 127. Fig. 128.

Fig. 126—128. **Drei verschieden alte Hühnerembryonen zur Illustrierung des Verhältnisses zwischen Primitivrinne und der vor ihr gelegenen Körperregion, in welcher die Anlage des Centralnervensystems an Länge immer mehr zunimmt.** Nach KEIBEL und ABRAHAM.

Wie auf noch weiter vorgerückten Stadien der Entwicklung bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren sich die Nervenplatte zum Nervenrohr, die Chordaanlage zur Chorda umwandelt und wie das mittlere Keimblatt sich aus seinen median gelegenen Verbindungen löst, braucht hier im einzelnen nicht genauer beschrieben zu werden, da alle diese Vorgänge sich im wesentlichen in der schon früher dargestellten Weise (S. 76) vollziehen.

Repetitorium zu Kapitel V.

A. Die Keimblase.

1) Aus dem Haufen der Furchungszellen (Maulbeerkugel, Morula) entwickelt sich bei allen Wirbeltieren eine Keimblase (Blastula) mit einer Keimblasenhöhle (Blastocoel).

2) Es gibt bei den Wirbeltieren vier verschiedene Arten von Keimblasen, je nach dem Gehalt an Dotter und nach der Verteilung desselben.

a) Beim Amphioxus ist die Keimblasenhöhle sehr grofs, und ihre Wand besteht aus einer einzigen Lage annähernd gleich grofser cylindrischer Zellen.

b) Bei Cyklostomen und Amphibien ist die Keimblasenhöhle eng, die eine Hälfte der Blasenwand ist dünn und aus einer oder mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt, die andere Hälfte ist erheblich verdickt und aus grofsen, vielfach übereinander geschichteten Dotterzellen gebildet.

c) Bei Fischen, Reptilien und Vögeln (meroblastische Eier) ist die Keimblasenhöhle verschwindend klein und spaltförmig. Nur ihre Decke oder ihre dorsale Wand besteht aus epithelartig zusammengefügten Zellen, ihr Boden oder ihre ventrale Wand dagegen besteht teils aus locker zusammenhängenden Zellen, teils aus der nicht in Zellen zerfallenen Dottermasse, die sowohl central als in der Nähe des Keimhautrandes Dotterkerne einschliefst (centrales und peripheres Dottersyncytium).

d) Bei Säugetieren ist die Keimblasenhöhle sehr geräumig, mit eiweifshaltiger Flüssigkeit erfüllt; ihre Wand setzt sich aus einer einzigen Lage stark abgeplatteter, hexagonaler Zellen zusammen, mit Ausnahme einer kleinen, verdickten Stelle, wo gröfsere Zellen, mehrfach übereinander geschichtet, einen nach innen vorspringenden Hügel bedingen.

B. Die erste Phase der Keimblattbildung, die Gastrula mit zwei Keimblättern.

1) Aus der Keimblase entwickelt sich durch Einstülpung eines Teiles ihrer Oberfläche eine zweiblätterige Form, die Becherlarve oder Gastrula.

2) Die beiden Lamellen des Doppelbechers sind das äufsere und das innnere Keimblatt (Ektoblast, Entoblast, Ektoderm, Entoderm); der die beiden Blätter trennende Spaltraum ist die obliterierte Keimblasenhöhle; der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Öffnung nach aufsen der Urmund. (Blastoporus, Prostoma, Sichelrinne, Primitivrinne.)

3) Den vier Arten von Keimblasen entsprechen vier Arten von Becherlarven.

a) Beim Amphioxus ist der Urdarm weit und jedes Keimblatt aus einer einfachen Lage cylindrischer Zellen aufgebaut.

b) Bei Cyklostomen und Amphibien sammelt sich an der ventralen Wand des Urdarms im inneren Keimblatt die Masse der Dotterzellen an und bedingt einen Vorsprung, durch welchen der Urdarm zu einem Spalt eingeengt wird.

c) Bei Fischen, Reptilien und Vögeln bleibt anfangs die Bildung zweier Blätter auf die Keimhaut beschränkt, da der ungeteilte Dotter sich wegen seines beträchtlichen Volumens nicht einstülpen läfst. Die Keimhaut wird zweiblätterig, indem bei den Fischen von einer Stelle ihres Randes aus eine Einfaltung und ein Einwachsen von Zellen erfolgt; bei Reptilien und Vögeln erfolgt die Bildung des inneren Blattes unabhängig vom Rand der Keimhaut und in einiger Entfernung von ihm, ohne nachweisbare Einstülpung, durch Unterwachsung der Keimblasendecke durch Dotterzellen. Der Dotter erhält erst sehr langsam und spät ringsum eine zellige Begrenzung, indem er vom Rande der Keimhaut umwachsen wird.

d) Bei den Säugetieren entwickelt sich das innere Keimblatt von der verdickten Stelle der Keimblase, dem Furchungskugelrest, aus. Am Anfang seiner Entwicklung hört das innere Keimblatt nach unten mit einem freien Rande auf, so dafs der Urdarm ventralwärts eine Zeitlang nur vom äufseren Keimblatt abgeschlossen wird, eine Eigentümlichkeit, die sich auf die Verhältnisse bei Reptilien und Vögeln zurückführen läfst, wenn wir uns bei ihnen das Dottermaterial, ehe es vom inneren Keimblatt vollständig umwachsen ist, geschwunden denken.

4) Bei den Wirbeltieren zeigt die Becherlarve eine scharf ausgeprägte, bilaterale Symmetrie, so dafs man späteres Kopf- und Schwanzende, spätere Rücken- und Bauchseite des Körpers leicht unterscheiden kann. Der Urmund (Sichel- und Primitivrinne) bezeichnet das Schwanzende. Die Bauchseite ist gekennzeichnet als der Ort, an welchen das gefurchte oder nicht gefurchte Dottermaterial zu liegen kommt.

C. Die zweite Phase der Keimblattbildung, mittleres Keimblatt und Leibeshöhle.

1) Beim Amphioxus entwickeln sich die mittleren Keimblätter, welche die Leibeshöhle einschliefsen, als sackartige Ausstülpungen (Coelomtaschen) an der Decke des Urdarms zu beiden Seiten von der Chordaanlage. Dadurch wird das primäre innere Keimblatt beim Amphioxus gesondert in drei Bezirke:

a) in die epitheliale Auskleidung des bleibenden Darmrohrs (sekundäres inneres Keimblatt oder Darmdrüsenblatt);

b) in die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle oder das mittlere Keimblatt, an welchem ein parietales und ein viscerales Blatt zu unterscheiden sind;

c) in die Anlage der Chorda.

2) Bei den Cyklostomen, Amphibien, Elasmobranchiern wachsen solide Zellmassen als Anlage des mittleren Keimblattes zwischen äufseres und inneres Keimblatt hinein, und zwar:

a) in der Umgebung der offenen Urmundstrecke als peristomaler Mesoblast;

b) von hier nach vorn an der Decke des Urdarms in geringer Entfernung von der Medianebene zu beiden Seiten der Chordaanlage als gastraler oder parachordaler Mesoblast.

3) Die soliden Mesoblastanlagen sind als geschlossene Epithelfalten zu beurteilen, die, wenn man sie sich geöffnet denkt, Coelomtaschen bilden, vergleichbar den Coelomtaschen des Amphioxus. Die mittleren Keimblätter sind daher als die Epithelwandungen der Leibeshöhle aufzufassen.

4) Der parachordale ist aus dem peristomalen Mesoblast hervorgegangen, wenn die Theorie richtig ist, dafs von seiner ersten Anlage an der Urmund sich durch Verwachsung seiner Ränder von vorn nach hinten schliefst und dafs die Chordaanlage aus der inneren Epithelfläche der Verwachsungsnaht der Urmundlippen abstammt.

5) Von der peristomalen und parachordalen Ursprungslinie breiten sich die mittleren Keimblätter nach vorn und ventralwärts aus.

6) Bei den Reptilien entsteht das mittlere Keimblatt aus der Primitivplatte, die sich zu einer Grube vertieft und nach vorn zu als Mesodermsäckchen zwischen Embryonalschild und Darmdrüsenblatt hineinwächst; es läfst einen peristomalen und einen parachordalen Abschnitt unterscheiden, von denen der erstere in der Umgebung der grubenförmig vertieften Primitivplatte, der letztere aus den Seiten des Mesodermsäckchens hervorwächst.

7) Bei den Vögeln und Säugetieren entsteht das mittlere Keimblatt: 1) aus dem Primitivstreifen, der durch Wucherung des äufseren Keimblattes entsteht (HENSENscher Knoten, Primitivrinne, Caudalknoten), 2) aus dem Kopffortsatz, der durch Umwandlung aus dem vorderen Ende des Primitivstreifens hervorgeht. — (Peristomaler und parachordaler Mesoblast.)

8) Primitivstreifen und Kopffortsatz sind homolog der Primitivplatte und dem Mesodermsäckchen der Reptilien, wie denn hier und da im Kopffortsatz noch ein Hohlraum als Chordakanal vorgefunden wird.

9) Das Mesodermsäckchen der Reptilien und der Primitivstreifen der Vögel verwachsen mit ihrer unteren Fläche längs eines Streifens mit dem Darmdrüsenblatt, worauf sich an der Nahtstelle Durchbrechungen bilden (Eröffnung des Mesodermsäckchens und des Chordakanals).

10) Primitivplatte der Reptilien und Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere mit ihrer Primitivgrube und Primitivrinne entsprechen dem Urmund der amnionlosen Wirbeltiere und sind als geschlossener Urmund zu deuten. Die in ihrem Bereich später eintretenden Durchbrechungen sind daher als Wiedereröffnung der geschlossenen Urmundspalte zu deuten (besonders auch der Canalis neurentericus).

11) Während bei ihrer ersten Anlage mittleres Keimblatt, Chordaanlage, Darmdrüsenblatt bei allen Wirbeltieren sowohl peristomal als parachordal kontinuierlich zusammenhängen, trennen sie sich später voneinander durch Abschnürung.

Erstens, die Leibessäcke lösen sich von der Chordaanlage und dem Darmdrüsenblatt ab, wobei die frei werdenden Ränder des parietalen und des visceralen Mittelblattes verwachsen.

Zweitens, die Chordaanlage krümmt sich zur Chordarinne ein, und diese geht in einen soliden Stab über, der sich vom Darmdrüsenblatt vollständig isoliert.

Drittens, das Darmdrüsenblatt schliefst sich mit einer dorsalen Naht zu einem Rohr.

12) Die Entwicklung der drei Anlagen, wie überhaupt verschiedener anderer Organe, beginnt am Kopfende der Embryonalanlage und schreitet von hier nach dem Urmund zu fort, an welchem noch längere Zeit eine fortgesetzte Neubildung der Teile und eine Zunahme im Längenwachstum des Körpers stattfindet.

13) Der Urmund nimmt anfangs die ganze Rückenfläche der Embryonalanlage ein; er beginnt sich aber sehr früh schon von vorn nach hinten in einer Längsnaht zu schliefsen, während er sich gleichzeitig noch nach hinten durch Zuwachs vergröfsert. Der Abstand des offen bleibenden Urmundrestes vom Kopfende wird daher allmählich, je älter der Embryo wird, um so gröfser.

14) Der Urmund (Primitivrinne) bildet sich auf späteren Stadien der Entwicklung durch Verschlufs seiner Ränder ganz zurück und geht mit Ausnahme des Afters in kein Organ des Erwachsenen über. (Genaueres hierüber siehe im II. Teil des Lehrbuchs.)

15) Vor dem Schwund wird der Urmund (Primitivrinne) von den Medullarwülsten umwachsen und in den Endabschnitt des Nervenrohrs mit aufgenommen, wodurch eine direkte Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr hergestellt wird, der Canalis neurentericus. Durch Verschlufs desselben erfolgt später die Trennung der beiden längere Zeit untereinander kommunizierenden Organe.

Sechstes Kapitel.

Die Entwicklung der Ursegmente, die Entstehung von Bindesubstanz und Blut.

Nach der Bildung der mittleren Keimblätter spielen sich an der Embryonalanlage der Wirbeltiere zwei wichtige Prozesse ab. Der eine Prozefs führt zu einer Gliederung der mittleren Keimblätter in die beiden Seitenplatten und in zwei links und rechts von der Chorda gelegene Reihen würfelförmiger Körper, der Ursegmente, welche man früher auch weniger passend die Urwirbel genannt hat. Der andere Prozefs, der sich etwa zur selben Zeit, wenigstens bei den höheren Wirbeltieren, vollzieht, führt zur Entstehung von Anlagen, aus welchen sich die Stützsubstanzen und das Blut der Wirbeltiere ableiten lassen.

a) Die Ursegmente.

Was zuerst die Ursegmentbildung betrifft, so fällt sie beim Amphioxus mit der ersten Anlage des mittleren Keimblattes, mehr als bei den übrigen Wirbeltieren, zeitlich zusammen und läfst deutlich erkennen, dafs sie auf einem Faltungsprozefs beruht, der sich vielfach in der gleichen Weise wiederholt. Sowie nämlich links und rechts von der Chordaanlage sich die Coelomtaschen aus dem Urdarm anlegen (Fig. 53), beginnt auch schon in geringer Entfernung vom Kopfende ihre Wand eine zur Längsachse des Embryo quergestellte Falte zu bilden, welche von oben und von der Seite her in die Leibeshöhle nach abwärts wächst; in derselben Weise (Fig. 56) entsteht alsbald jederseits in geringer Entfernung hinter der ersten eine zweite, hinter der zweiten eine dritte, vierte Querfalte und so fort in demselben Mafse, als sich der embryonale Körper in die Länge streckt und sich die Anlage des mittleren Keimblattes durch Fortschreiten der Aussackung nach dem Urmund zu vergröfsert. So wird gleich bei ihrer ersten Anlage jede Leibestasche beim Amphioxus in eine Reihe kleiner, hintereinander gelegener Säckchen zerlegt.

Bei dem in Fig. 56 dargestellten Embryo lassen sich jederseits fünf Ursegmente zählen, denen sich bei weiterem Wachstum von hinten her immer neue anschliefsen. Denn der Ausstülpungsprozefs geht an der mit *mk* bezeichneten Stelle nach dem Urmund zu noch weiter und läfst durch Querfaltung eine ansehnliche Menge von Ursegmenten aus sich hervorgehen, deren Zahl bei einer nur 24 Stunden alten Larve schon auf 17 Paar gestiegen ist. Die Ur-

segmente sind symmetrisch zu beiden Seiten von Nervenrohr und Chorda angeordnet (Fig. 129); am Anfang zeigen sie noch eine Öffnung, durch welche ihr Hohlraum (*ush*) mit dem Darmraum in Verbindung steht. Alsbald aber beginnen sich diese Öffnungen nacheinander zu schliefsen, indem ihre Ränder einander entgegen- und zusammenwachsen, und zwar in derselben Reihenfolge, in der die Abgliederung der Teile von vorn nach hinten erfolgt ist. Dabei dehnen sich die Ursegmente (Fig. 55) allmählich unter Vermehrung und Gestaltsveränderung ihrer Zellen sowohl dorsal- als ventralwärts aus. Nach oben wachsen sie mehr und mehr zur Seite des Nervenrohrs empor, das sich mittlerweile von seinem Mutterboden, dem äufseren Keimblatt, ganz abgelöst hat. Nach abwärts schieben sie sich zwischen sekundären Darm und äufseres Keimblatt hinein. Schliefslich wäre gleich hier auch zu erwähnen, dafs auf einem noch späteren Stadium, wie auf der rechten Seite der Fig. 55 zu sehen ist, die dorsalen Abschnitte der Ursegmente sich von den ventralen abschnüren. Die ersteren liefern unter dem Verlust ihrer Höhlung die quergestreifte Muskulatur des Körpers, aus den Hohlräumen der letzteren aber leitet sich die eigentliche ungegliederte Leibeshöhle her, indem die trennenden Scheidewände sich verdünnen, einreifsen und schwinden.

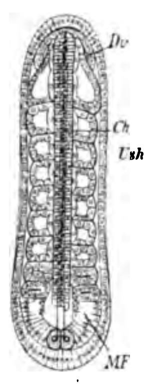


Fig. 129. **Frontalschnitt eines Amphioxus-Embryo mit neun Paar Ursegmenten beiderseits der Chorda** (*Ch*). Nach Hatschek.
Dv Entodermsäckchen, *MF* ungegliederte Mesodermfalte, *Ush* Ursegmenthöhle.

Ähnliche Vorgänge vollziehen sich in etwas veränderter Weise bei den übrigen Wirbeltieren.

Bei den Amphibien (Tritonen) (Fig. 68 u. 69) verdickt sich das mittlere Keimblatt, dessen Zellen zu langen Cylindern auswachsen, zu beiden Seiten von der Chorda (*ch*) und von der Anlage des Centralnervensystems (*mp*), welche sich zu dieser Zeit zu einer Rinne zusammengekrümmt hat; hierbei tritt in dem verdickten Teil durch Auseinanderweichen der visceralen und parietalen Lamelle ein Hohlraum (*ush*) hervor, um welchen die Cylinderzellen als Epithel angeordnet sind. Man unterscheidet die median gelegenen, verdickten Teile der mittleren Keimblätter als die Ursegmentplatten von den seitlichen Teilen oder den Seitenplatten, in deren Bereich die Zellen niedriger sind. Während nun beim Amphioxus der Prozefs der Segmentierung sich auf das gesamte mittlere Keimblatt ausdehnt, ergreift er bei den Amphibien und ebenso bei allen übrigen Wirbeltieren nur die Ursegmentplatten, läfst dagegen die Seitenplatten unberührt. Die Segmentierung beginnt am Kopfende und schreitet langsam nach hinten fort; sie vollzieht sich in der Weise, dafs die an Nervenrohr und Chorda angrenzende Epithellamelle sich in kleine Querfalten erhebt, die, durch gleich grofse Abstände voneinander getrennt, in die Höhlung der Ursegmentplatte hineinwachsen und die Entstehung kleiner, hintereinander gelegener Säckchen veranlassen (Fig. 130). Bald darauf schnürt sich noch jedes Säckchen von den Seitenplatten ab (Fig. 68 u. 69). Man trifft daher jetzt sowohl an

Quer- als Frontalschnitten links und rechts von Chorda und Nervenrohr kubische, von Cylinderzellen ausgekleidete Bläschen, welche von ihrer Umgebung überall durch einen Spaltraum abgegrenzt sind und in ihrem Innern eine kleine Ursegmenthöhle, ein Derivat der Leibeshöhle, einschliefsen.

Unter den Wirbeltieren, die sich aus meroblastischen Eiern entwickeln, zeigen die Selachier den ursprünglichen Modus der Ursegmentbildung am deutlichsten. Indem die parietalen und die visceralen Lamellen des mittleren Keimblattes auseinanderweichen, bildet sich jederseits eine deutliche Leibeshöhle aus (Fig. 133). Ihr dorsaler, an das Nervenrohr angrenzender Abschnitt (*mp*) erhält verdickte Wandungen und entspricht der oben unterschiedenen Ursegmentplatte, die sich gleichzeitig mit dem Deutlichwerden der Leibeshöhle in die Ursegmente zu gliedern beginnt. Im vorderen Abschnitt des Embryo wird eine Reihe von queren Teilungslinien bemerkbar, deren Zahl nach rückwärts kontinuierlich zunimmt. Längere Zeit hängen die Höhlungen der durch die Querfurchen voneinander getrennten Ursegmente noch mit der gemeinsamen Leibeshöhle ventralwärts durch enge Öffnungen zusammen. Man kann daher die vorliegenden Befunde auch so darstellen, dafs die Leibeshöhle nach dem Rücken des Embryo zu mit einer Reihe hintereinander gelegener, sackartiger

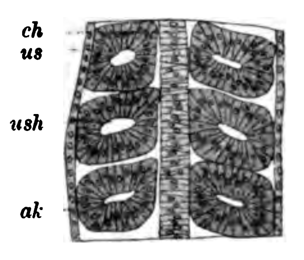


Fig. 130. **Frontalschnitt durch den Rücken eines Tritonembryo mit ausgebildeten Ursegmenten.**
Man sieht zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) die Ursegmente (*us*) mit ihren Ursegmenthöhlen (*ush*).

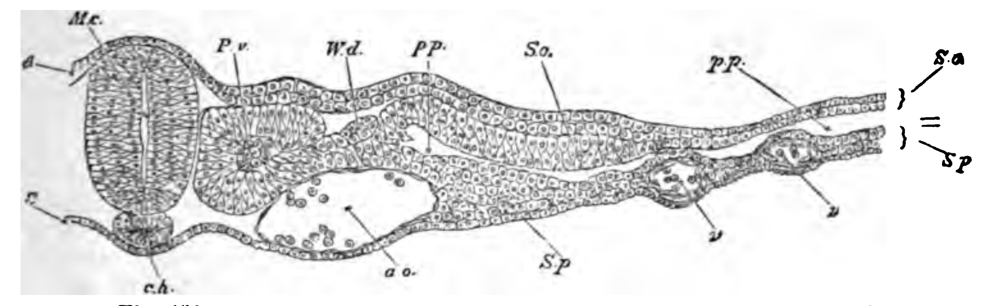


Fig. 131. **Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryo von 45 Stunden.** Nach Balfour.
Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt teilweise gesondert in das Ursegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwischen sich fafst.
Mc Medullarrohr, *Pv* Ursegment, *So* Rumpfplatte, *Sp* Darmplatte, *pp* Leibeshöhle, *ch* Chorda, *A* äufseres Keimblatt, *C* inneres Keimblatt, *ao* Aorta, *v* Blutgefäfs, *Wd* Wolffscher Gang.

Ausstülpungen besetzt ist. Später schnüren sich die Ursegmente (Fig. 134 *mp*) von der Leibeshöhle ab, wobei sich ihre verdickten Wandungen aneinanderlegen und die Ursegmenthöhle zum Schwund bringen.

Während bei den Selachiern noch deutlich hervortritt, dafs die Bildung der Ursegmente auf Faltung und Abschnürung beruht, ist dieser Prozefs bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren bis zur

Unkenntlichkeit verwischt; es läfst sich dies einfach darauf zurückführen, dafs die beiden Lamellen des mittleren Keimblattes längere Zeit fest aufeinandergeprefst bleiben und erst spät auseinanderzuweichen beginnen, und dafs sie aus mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt sind. Der Faltungs- und Abschnürungsprozefs erscheint hier als Spaltung einer soliden Zellenplatte in kleine kubische Stücke.

Fig. 132. **Kaninchenembryo des neunten Tages, von der Rückenseite gesehen.** Nach KÖLLIKER. 21 fach vergr.
Man unterscheidet die Stammzone (*stz*) und die Parietalzone (*pz*). In der ersteren haben sich acht Paar Ursegmente zur Seite der Chorda und des Nervenrohrs angelegt.
ap Heller Fruchthof, *rf* Rückenfurche, *vh* Vorderhirn, *ab* Augenblasen, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinterhirn, *uw* Ursegment, *stz* Stammzone, *pz* Parietalzone, *h* Herz, *ph* Pericardialteil der Leibeshöhle, *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte, *af* Amnionfalte, *vo* Vena omphalomesenterica.

Der an Chorda und Nervenrohr angrenzende Teil des mittleren Keimblattes bildet an dem Durchschnitt durch einen Hühnerembryo (Fig. 131) eine aus vielen kleinen Zellen bestehende kompakte Masse (*Pv*), die, solange sie nicht in einzelne Stücke gegliedert ist, als Ursegmentplatte bezeichnet wird. In unserer Figur hängt sie seitwärts noch durch eine dünne Zellenbrücke mit den Seitenplatten zusammen, in deren Bereich die mittleren Keimblätter dünner und durch einen Spalt, die Leibeshöhle, voneinander getrennt sind. Bei Betrachtung der Keimhaut von der Fläche erscheint die Gegend der Ursegmentplatten, wie im hinteren Abschnitte des neun Tage alten Kaninchenembryo (Fig. 132) zu sehen ist, dunkler als die Gegend der Seitenplatten, so dafs man beide voneinander als Stammzone (*stz*) und als Parietalzone (*pz*) unterschieden hat.

Die Entwicklung der Ursegmente macht sich beim Hühnchen am Anfang des zweiten Tages der Bebrütung, beim Kaninchen etwa am achten Tage bemerkbar. In der Stammzone, in einiger Entfernung vor der Primitivrinne, etwa in der Mitte der Embryonalanlage und links und rechts von der Chorda und dem Nervenrohr, treten helle, quere Streifen auf (Fig. 119, 127, 128, 132), Querspalten, durch welche die Ursegmentplatten in die kleinen und soliden, kubischen Ursegmente (*uw* oder *us*) abgeteilt werden. Später entwickelt sich in jedem Ursegment, wahrscheinlich unter Ausscheidung von Flüssigkeit, wie bei den Amphibien und Selachiern, ein kleiner Hohlraum, um welchen sich die Zellen in radiärer Richtung herum gruppieren (Fig. 137 *ms*). Auch hier steht er anfänglich wie bei den Selachiern mit der Leibes-

höhle seitwärts in Zusammenhang, bis sich das Ursegment vollständig abgeschnürt hat.

Von dem bisher betrachteten Gliederungsprozefs wird bei den Wirbeltieren aufser der Rumpfregion noch ein Teil der Kopfregion der Embryonalanlage betroffen. Man mufs daher einerseits von Kopf- und andererseits von Rumpfsegmenten sprechen. Zahl und Beschaffenheit der ersteren ist noch Gegenstand von Controversen.

b) Die Entstehung der Bindesubstanzen.

Wie schon in der Einleitung zum fünften Kapitel hervorgehoben wurde, entwickelt sich frühzeitig zwischen den vier Keimblättern, die ihren histologischen Eigenschaften nach als Epithelgewebe zu bezeichnen sind, ein Zwischengewebe oder Mesenchym, das einen vom Epithel sehr abweichenden histologischen Charakter trägt und sich später in die zahlreichen und verschiedenen Arten der Stützsubstanzen, in faseriges Bindegewebe (in Sehnen, Bänder, Fascien, faserige Häute), in Knorpel, Knochen, Lymphgewebe usw. differenziert. Unter den Wirbeltieren sind wohl die geeignetsten Objekte, um seine erste Entstehung zu beobachten, die Selachierembryonen, bei denen Mesenchym sowohl sehr frühzeitig als auch sehr reichlich gebildet wird. Sein Ursprung geht von verschiedenen Stellen aus, besonders aber ist das mittlere Keimblatt der unstreitig wichtigste Mutterboden, und kommen hier wieder in erster Reihe die Ursegmente in Betracht. Zur Zeit, wo diese noch mit den Seitenplatten nach abwärts zusammenhängen und in ihnen die Leibeshöhle sichtbar wird, tritt eine Zellenwucherung an ihrem der Chorda zugekehrten Abschnitt auf, der gewöhnlich als Sklerotom bezeichnet wird, im Gegensatz zum anderen Teil, dem Myotom. Von hier aus scheiden dann Zellen in grofser Anzahl (Fig. 133 *sk*) einzeln aus dem epithelialen Verbande aus, entfernen sich durch aktive Bewegungen von ihrem Ursprungsorte, wie die Mesenchymzellen bei wirbellosen Tieren, und breiten sich in dem Zwischenraum aus, der auf der einen Seite von der inneren Wand (*mp*) des Ursegments, auf der anderen Seite von Chorda (*ch*) und Nervenrohr (*nr*) begrenzt wird. — Bei ihrem Auftreten werden die amöboiden Zellen nur durch geringe Mengen von Zwischensubstanz getrennt; sie nehmen an Zahl rasch zu und drängen dadurch Chorda, Nervenrohr und Ursegmente bald weiter auseinander (Fig. 134). Hierbei schwindet sehr früh die segmentale Anordnung, welche die Wucherungen bei ihrem allerersten Auftreten erkennen lassen, indem sie bei ihrer Ausbreitung zu einer zusammenhängenden Schicht zusammenfliefsen.

Das zu beiden Seiten von der Chorda aus dem mittleren Keimblatt hervorwuchernde Mesenchym gibt die Grundlage für das gesamte Achsenskelett ab; es liefert das skelettbildende (skeletogene) Gewebe, indem die linker- und rechterseits entstandenen Massen sich entgegenwachsen und verschmelzen. Wie die Fig. 134 zeigt, schiebt sich das Mesenchym (*sk*) dorsal und ventral um die Chorda (*ch*) herum und umhüllt sie allerseits mit einer immer dicker werdenden bindegewebigen Scheide. In derselben Weise schliefst es ringsum das Nervenrohr (*nr*) ein und bildet die Membrana reuniens superior der älteren Embryologen, die Grundlage, aus der sich späterhin die bindegewebigen Hüllen des Nervenrohrs und die Wirbelbogen mit ihrem Bandapparat differenzieren.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den Selachiern lassen sich auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren beobachten. Die Ursegmente, welche ursprünglich solid sind, bekommen bald eine kleine Höhle (Fig. 137), um welche herum die Zellen zu einem geschlossenen Epithel angeordnet sind. Dann beginnt ein nach unten und medial gelegener Teil der Ursegmentwandung aufserordentlich lebhaft zu wuchern und embryonale Bindesubstanz zu liefern, die sich in der oben beschriebenen Weise um Chorda und Nervenrohr ausbreitet. Aus dem nicht mit in Wucherung geratenen, dorsal und lateral ge-

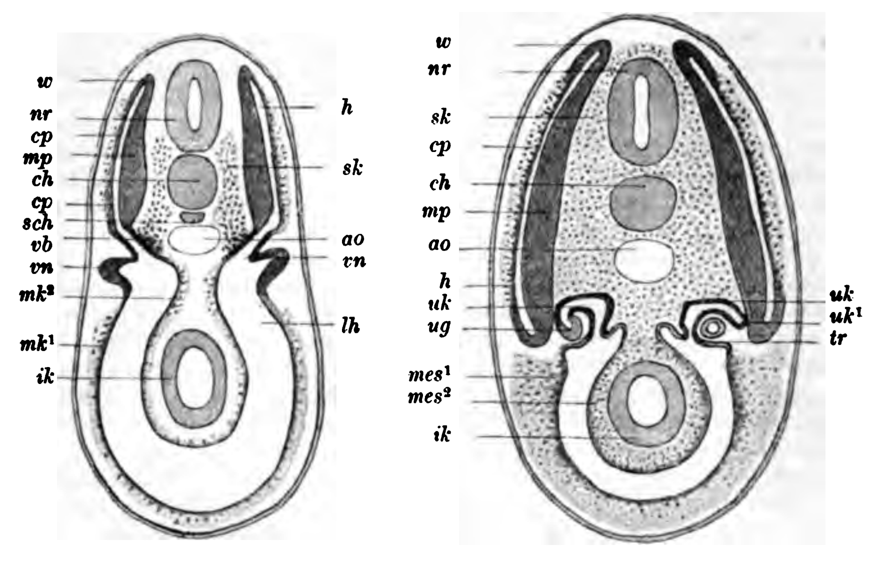


Fig. 133. Fig. 134.

Fig. 133 u. 134. **Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachierembryonen zur Veranschaulichung der Entwicklung der hauptsächlichsten Produkte des mittleren Keimblattes.** Mit einigen Abänderungen nach Wijhe.

Fig. 133. **Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Embryo, bei welchem die Muskelsegmente (*mp*) im Begriff stehen, sich abzuschnüren.**

Fig. 134. **Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo, bei welchem sich die Muskelsegmente eben abgeschnürt haben.**

nr Nervenrohr, *ch* Chorda, *ao* Aorta, *sch* subchordaler Strang, *mp* Muskelplatte des Ursegments, *w* Wachstumszone, an welcher die Muskelplatte in die Cutisplatte (*cp*) umbiegt, *cp* Cutisplatte, *vb* Verbindungsstück des Ursegments mit der Leibeshöhle, aus welchem sich u. a. die Urnierenkanälchen (134 *uk*) entwickeln, *sk* skeletogenes Gewebe, das durch Wucherung aus der medianen Wand des Verbindungsstückes *vb* entsteht, *vn* Vorniere, mk^1 parietales, mk^2 viscerales Mittelblatt, aus deren Wandungen sich Mesenchym entwickelt, *lh* Leibeshöhle, *ik* Darmdrüsenblatt, *h* Höhle des Ursegments, *uk* Urnierenkanälchen, aus dem Verbindungsstück *vb* des Schema 133 entstanden, uk^1 Stelle, wo sich das Urnierenkanälchen vom Ursegment abgelöst hat, *ug* Urnierengang, mit dem sich links das Urnierenkanälchen verbunden hat, *tr* Verbindung des Urnierenkanälchens mit der Leibeshöhle (Nierentrichter), mes^1, mes^2 Mesenchym, das aus dem parietalen und visceralen Mittelblatt entstanden ist.

legenen Teil des Ursegmentes (Fig. 137 *ms*), das späterhin seine Höhlung wieder einbüfst, geht vorzugsweise die Anlage der Rumpf

muskulatur hervor. Dieser Teil wird daher jetzt als Muskelplatte (*ms*) unterschieden.

Eine Entstehung von Mesenchym findet aufser an den Ursegmenten noch an drei anderen Stellen des mittleren Keimblattes statt, am Darmfaserblatt, am Hautfaserblatt und endlich noch an derjenigen Wand der Ursegmente, welche der Epidermis zugekehrt ist und den Namen der Cutisplatte von Rabl empfangen hat. Die Verhältnisse sind auch hier wieder am besten bei den Selachiern zu verfolgen. Vom Darmfaserblatt, das auf frühen Stadien teils aus kubischen, teils aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 133 *mk*²), wandern einzelne Zellen aus und verbreiten sich auf der Oberfläche des Darmdrüsenblattes; sie finden sich an Stellen, wo weit und breit kein Gefäfs zu bemerken ist. Sie liefern das immer reichlicher werdende Darmmesenchym, welches sich später teils in Bindegewebe, teils in die glatten Muskelzellen der Tunica muscularis umwandelt (Fig. 134 *mes*²). Ähnliches wiederholt sich am Hautfaserblatt. Auswandernde Zellen erzeugen zwischen Epithel der Leibeshöhle und der Epidermis eine Zwischenschicht von Mesenchymzellen (Fig. 133 *mk*¹, Fig. 134 *mes*¹). Ein wichtiger Ort für die Erzeugung von Bindegewebe ist endlich noch die Cutisplatte, d. h. die an die Epidermis angrenzende Epithelschicht des ursprünglichen Ursegmentes (Fig. 133 *cp*). Der Prozefs erfolgt hier später, als an den anderen namhaft gemachten Orten, und beginnt mit einer lebhaften Zellenwucherung, die allmählich zu einer vollständigen Auflösung der Epithellamelle führt. „Die Auflösung geht," wie Rabl bemerkt, „in der Weise vor sich, dafs die Zellen, die bisher einen epithelialen Charakter zeigten, sich voneinander trennen und dadurch ihren epithelialen Charakter verlieren." Von diesem Teil des Mesenchyms ist wahrscheinlich die Lederhaut abzuleiten.

c) Die Entstehung der Gefäfsendothelien und des Blutes.

Die Frage nach dem Ursprung der in der Überschrift aufgeführten Gewebe ist eine der unklarsten auf dem Gebiete der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Gerade die Forscher, welche in jüngster Zeit mit den zuverlässigsten Methoden den Gegenstand aufzuklären versucht haben, stehen nicht an, die Unsicherheit in der Deutung der sich ihnen darbietenden Befunde herzorzuheben. Selbst das niederste Wirbeltier, das sich durch die gröfsere Einfachheit seines Baues und durch leichtere Verständlichkeit aller Entwicklungsprozesse auszeichnet, der Amphioxus lanceolatus, hat uns bei dieser Frage im Stiche gelassen. Auf die einander widersprechenden strittigen Beobachtungen einzugehen, liegt aufserhalb der Aufgabe der „Elemente der Entwicklungslehre". Wir beschränken uns daher auf folgende Angaben:

Eine grofse Rolle in der Frage nach dem Ursprung des Blutes spielt der dunkle Fruchthof der meroblastischen Eier. In ihm treten schon am Ende des ersten Tages der Bebrütung die Anlagen von Blutgefäfsen unmittelbar auf dem Darmdrüsenblatt auf und vereinigen sich alsbald in einem den hellen Fruchthof zunächst umgebenden Bezirk zu einem besonderen Gefäfshof, der Area vasculosa.

Die ersten Anlagen sind einzelne Zellenhaufen, deren Herkunft noch strittig ist (Fig. 119 *g*); sie ordnen sich bald zu cylindrischen

oder unregelmäfsig begrenzten Strängen an, die sich untereinander zu einem engmaschigen Netzwerk verbinden (Fig. 135). In den Lücken des Netzes finden sich andere Gruppen von Zellen, welche später zu embryonalem Bindegewebe werden und die Substanzinseln (Fig. 135 *m*) der Autoren darstellen. Am Anfang des zweiten Tages der Bebrütung werden die soliden Gefäfsanlagen um so deutlicher, je mehr sie sich nach aufsen durch eine besondere Wandung abgrenzen (Fig. 135 g^1, Fig. 136 *gw*) und je mehr sie in ihrem Innern einen Hohlraum erhalten. Die Gefäfswand entwickelt sich aus den oberflächlichsten Zellen der Stränge und ist in den ersten Tagen der Bebrütung aus einer einzigen Schicht ganz abgeplatteter, polygonaler Elemente zusammengesetzt, daher man die ersten Gefäfse des Embryo auch vielfach als Endothelröhren bezeichnet hat.



Fig. 135. **Ein Stück des Gefäfshofes eines Hühnerembryo, bei welchem 12 Urwirbel entwickelt sind.** Nach Disse.
Man sieht das Netz der dunkler schattierten Blutbahnen (*g*), in denen die Blutinseln (*i*) liegen. Die hellen Lücken (*m*) im Gefäfsnetz, dessen Wand von Endothelzellen (g^1) gebildet wird, sind die aus Gallertgewebe bestehenden Substanzinseln.

Der Hohlraum der Gefäfse bildet sich wahrscheinlich in der Weise, dafs aus der Umgebung Flüssigkeit in die ursprünglich soliden Stränge eindringt und das Blutplasma liefert, und dafs dadurch die Zellen auseinander- und zur Seite gedrängt werden. Letztere stellen dann hie und da Verdickungen der Wand dar; es ragen Hügel locker verbundener, kugeliger Zellen in die Flüssigkeitsräume hinein (Fig. 135 *i*). Die eben wegsam werdenden Gefäfse sind infolgedessen sehr unregelmäfsig beschaffen, indem enge und weitere, oft mit Aussackungen versehene Stellen abwechseln (Fig. 135), und indem bald die Gefäfse ganz ausgehöhlte und mit Flüssigkeit gefüllte Endothelröhren darstellen, bald durch die verschieden gestalteten, von der Wand vorspringenden Zellenaggregate noch mehr oder minder unwegsam sind. Die Zellenaggregate selbst sind nichts anderes als die Bildungsherde der geformten Bestandteile des Blutes. Es werden die kugeligen, kleinen, kernhaltigen Zellen, welche noch dunkle Dotterkörnchen einschliefsen, zuerst durch

Auflösung der letzteren homogener, dann nehmen sie, indem sich in ihnen Blutfarbstoff bildet, eine schwach gelbliche Farbe an, die allmählich intensiver wird.

Wenn man zu dieser Zeit eine vom Dotter abgelöste Keimhaut betrachtet, so zeigt sich die Zone, in welcher die Blutbildung stattfindet, mit mehr oder minder intensiv blutrot gefärbten Flecken bedeckt, welche teils rundlich, teils länglich, teils verästelt sind und als die Blutpunkte oder Blutinseln der Keimhaut bekannt sind (Fig. 119 *g*, 135 *i*). Von diesen Bildungsherden lösen sich nun die oberflächlichen Zellen ab und geraten als isolierte, rote Blutkörperchen in die Blutflüssigkeit hinein. Hier vermehren sie sich, ebenso wie in den Blutinseln, durch Teilung, wobei ihr Kern sich in die bekannten Spindelfiguren umwandelt. Teilungen von Blutzellen sind beim Hühnchen bis zum sechsten Tage der Bebrütung in grofser Anzahl zu beobachten, während sie späterhin seltener werden und dann ganz verschwinden. Auch bei den Säugetieren und beim Menschen (Fol) besitzen die ersten embryonalen Blutkörperchen, welche, wie bei den anderen Wirbeltieren, zu dieser

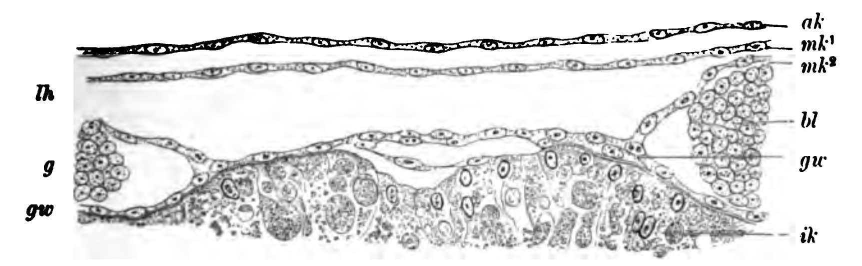


Fig. 136. **Querschnitt durch ein Stück des Gefäfshofes.** Nach Disse. *ak* Äufseres, *ik* inneres Keimblatt, *mk*¹ parietale, *mk*² viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *lh* aufserembryonale Leibeshöhle, *gw* Gefäfswand, aus Endothelzellen gebildet, *bl* Blutzellen, *g* Gefäfse.

Zeit mit einem echten Zellenkern versehen sind, das Vermögen der Teilung. — In demselben Mafse, als sich noch weiter Blutkörperchen von ihnen ablösen, werden die Blutpunkte immer kleiner und schwinden endlich ganz; die Gefäfse aber enthalten dann ohne Ausnahme anstatt einer hellen Flüssigkeit rotes, an geformten Bestandteilen reiches Blut (Fig. 136 *bl*).

Weiterhin gehen in den sogenannten Substanzinseln (Fig. 135 *m*) Veränderungen vor sich, welche zur Entstehung embryonaler Bindesubstanz führen. Die zuerst kugeligen Zellen rücken unter Ausscheidung einer homogenen Zwischensubstanz weiter auseinander, sie werden sternförmig (Fig. 137 *sp*) und strecken Fortsätze aus, mit welchen sie sich zu einem in der Gallerte überall verbreiteten Netzwerk verbinden; andere legen sich den Endothelröhren der Gefäfse an.

In ähnlicher Weise wie bei den Reptilien und Vögeln entwickelt sich auch bei den Säugetieren in einem Bezirk des mittleren Keimblattes, welches an den hellen Fruchthof angrenzt, ein besonderer Gefäfshof, in dessen Bezirk sich ähnliche Veränderungen, wie die eben beschriebenen, verfolgen lassen.

Nach vollendeter Gefäfs- und Blutbildung ist der Bezirk des dunkeln Fruchthofes, in welchem die eben geschilderten Prozesse

stattgefunden haben, bei allen meroblastischen Eiern, sowie bei den Eiern der Säugetiere nach aufsen scharf abgegrenzt (Fig. 119). Es hört nämlich das dichte Netz der Blutgefäfse nach aufsen mit einem breiten, einen Kreis beschreibenden Randsinus (Vena oder Sinus terminalis) plötzlich auf. Nach aufsen von dem Sinus terminalis bildet sich auf dem Dotter kein Blut mehr und kein Blutgefäfs. Wohl aber breiten sich hier die beiden primären Keimblätter lateralwärts noch weiter über den Dotter aus, bis sie ihn ganz umwachsen haben. Wir müssen daher jetzt am dunkeln Fruchthof (Fig. 142, 143) zwei ringförmige Bezirke unterscheiden, den Gefäfshof (*gh*) und den Dotterhof (*dh*), die Area vasculosa und die Area vitellina.

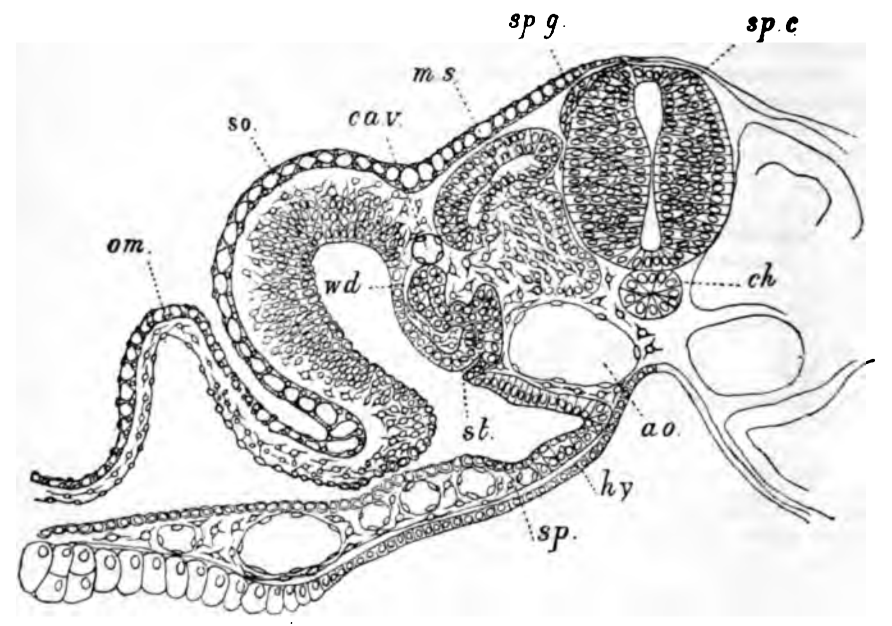


Fig. 137. **Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr 24 Ursegmenten.** Nach Balfour.

Man sieht die vier ursprünglichen Keimblätter und die aus ihnen entstandenen Organe durch geringe Mengen embryonaler, sternförmige Zellen enthaltender Bindesubstanz, in welcher zugleich die Gefäfsanlagen eingeschlossen sind, voneinander getrennt.

om Amnion, *so* Hautfaserblatt, *sp* Darmfaserblatt, *wd* Wolffscher Gang, *st* Urnierenkanälchen, *cav* Kardinalvene, *m.s* Muskelplatte, *sp.g* Spinalganglion, *sp.c* Rückenmark, *ch* Chorda, *ao* Aorta, *hy* inneres Keimblatt.

Da aufserdem der helle Fruchthof nach wie vor zu erkennen ist, da er nur von wenigen, zum Embryo führenden Hauptgefäfsstämmen durchsetzt wird, so wird der embryonale Körper im ganzen von drei Zonen oder Höfen des aufserembryonalen Teiles der Keimblätter umschlossen.

Wir haben bisher die Blutbildung im dunkeln Fruchthof verfolgt. Wie entstehen nun aber die Gefäfse im embryonalen Körper selbst? Auch hier ist die Unsicherheit unseres augenblicklichen Wissens hervorzuheben, sowie die Verschiedenartigkeit der darüber gemachten Angaben. Nach Untersuchungen an Selachierembryonen, die wohl

mit die geeignetsten Objekte für die Erforschung der Genese von Blut und Blutgefäſsen sind, entstehen die letzteren ebenso wie das Herzsäckchen im Bereich des Mesenchyms aus Reihen von Zellen, die teils lockerer, teils dichter zusammenliegen (RÜCKERT, MAYER). Die Zellenketten höhlen sich im Innern aus und wandeln sich dabei zur endothelialen Gefäſswand um. Dagegen ist die Abstammung der gefäſsbildenden Zellen von den Keimblättern noch nicht mit voller Sicherheit zu beantworten. Die ersten Gefäſse wachsen, nachdem sie einmal angelegt sind, selbständig weiter und geben durch eine Art von Sprossung immer neuen Seitenästen den Ursprung. Man beobachtet, daſs von der Wand der bereits ausgehöhlten Gefäſse solide, dünne Sprosse ausgehen, die von spindelförmigen Zellen gebildet werden und mit anderen sich durch Queräste zu einem Netzwerk verbinden. Die jüngsten und feinsten dieser Sprosse bestehen nur aus wenigen aneinandergereihten Zellen oder selbst nur aus einer einzigen Zelle, die als Höcker dem Endothelrohr aufsitzt und sich in einen langen Protoplasmafaden auszieht. In die soliden Sprosse erstreckt sich hierauf von den bereits fertig gestellten Gefäſsen aus eine kleine Aussackung hinein, die sich allmählich verlängert und dabei zu einem Rohr ausweitet, dessen Wand von den auseinandergedrängten Zellen der Anlage hergestellt wird. Eine Bildung von Blutkörperchen findet hierbei nicht mehr statt. Alle Zellen der Sprosse werden für die Gefäſswand aufgebraucht. Indem aus den so entstandenen Gefäſsen wieder neue Sprosse hervorwachsen und so fort, breiten sich die Gefäſsanlagen überall in den Lücken zwischen den Keimblättern und den aus ihnen durch Abschnürung hervorgegangenen Organen aus.

Repetitorium zu Kapitel VI.

1. Segmentierung der mittleren Keimblätter.

1) Bei den Wirbeltieren sondern sich die mittleren Keimblätter durch Faltungs- und Abschnürungsprozesse in mehrere Anlagen.

2) Der Sonderungsprozeſs im mittleren Keimblatt zeigt zwei Modifikationen.

a) Beim Amphioxus gliedern sich die mittleren Keimblätter gleich bei ihrem ersten Auftreten vollständig in hintereinandergelegene Ursegmente.

Später erst zerfällt jedes Ursegment in einen dorsalen Abschnitt und einen ventralen Abschnitt.

Die dorsalen Abschnitte (eigentliche Ursegmente) liefern die quergestreifte Muskulatur des Rumpfes.

Die ventralen Segmente bilden die Leibeshöhle, welche anfangs segmentiert ist, später unter Schwund der Scheidewände ein einheitlicher Hohlraum wird.

b) Bei allen übrigen Wirbeltieren sondern sich die Anlagen der mittleren Keimblätter zuerst in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt, in Ursegmentplatten und Seitenplatten.

Die Seitenplatten bleiben unsegmentiert. Die in ihnen durch Auseinanderweichen des parietalen und des visceralen Mittelblattes sichtbar werdende Leibeshöhle ist in jeder Körperhälfte von Anfang an ein einheitlicher Raum.

Die **Ursegmentplatten** werden allein segmentiert und zerfallen in die hintereinander gelegenen Ursegmente.

3) Die Segmentierung der mittleren Keimblätter erstreckt sich auch auf die Kopfregion des Embryo. Man unterscheidet daher:

a) **Kopfsegmente**, deren Anzahl in den einzelnen Wirbeltierklassen eine strittige ist.

b) **Rumpfsegmente**, deren Zahl während der Entwicklung am hinteren Rumpfende eine beständige Vermehrung erfährt.

2. Entwicklung von Bindesubstanz und Blut.

1) Aufser den vier Keimblättern, welche epitheliale Lamellen darstellen, entwickeln sich bei den Wirbeltieren noch besondere Keime für die Stützsubstanzen und das Blut, die Mesenchymkeime, die in ihrer Gesamtheit das Zwischenblatt liefern.

2) Die Mesenchymkeime entstehen dadurch, dafs Zellen aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter ausscheiden und als Wanderzellen in den Spaltraum zwischen den vier Keimblättern (den Rest der Keimblasenhöhle) eindringen und in ihm sich ausbreiten.

3) Keimblätter und Mesenchymkeime (Zwischenblatt) zeigen in der Art ihrer Entstehung einen Gegensatz; erstere entwickeln sich durch Faltungen der Keimblasenwand, letztere durch Auswanderung isolierter Zellen aus bestimmten Bezirken der Keimblätter.

4) Mesenchymkeime entstehen aus der Wand der Ursegmente, aus der Cutisplatte, aus einzelnen Stellen der visceralen und der parietalen Lamelle des mittleren Keimblattes, wahrscheinlich auch noch an anderen Stellen, wie z. B. vom vorderen Keimrand aus.

5) Blutgefäfse entwickeln sich sowohl im embryonalen Körper selbst in einer noch näher festzustellenden Weise, als auch im Bereich des dunkeln Fruchthofs der meroblastischen Eier.

6) Die Herkunft der Zellen, aus denen im dunkeln Fruchthof Gefäfse und Blut entstehen, ist zur Zeit eine strittige.

7) Bei der Gefäfsbildung im dunkeln Fruchthof sind folgende Erscheinungen zu beachten.

a) Die Embryonalzellen des Zwischenblattes ordnen sich
1) zu einem Netzwerk von Strängen und
2) zu den Substanzinseln an.

b) Aus den Zellsträngen entwickelt sich unter Absonderung von Blutflüssigkeit die Endothelwand der primitiven Blutgefäfse und ihr zelliger Inhalt, die Blutkörperchen (Blutinseln).

c) Die Substanzinseln werden zu embryonaler Bindesubstanz.

d) Der Bezirk, in welchem zuerst im dunkeln Fruchthof Blutgefäfse und Bindesubstanz entstehen, grenzt sich nach aufsen durch ein Ringgefäfs, Sinus terminalis, scharf ab.

e) Da nach Entwicklung des Zwischenblattes das äufsere und das innere Keimblatt sich über den Dotter weiter ausbreiten, wird der embryonale Körper von drei Höfen umgeben:
1) von dem hellen Fruchthof,
2) von dem durch den Sinus begrenzten Gefäfshof,
3) von dem mit dem Umwachsungsrand aufhörenden Dotterhof.

8) Die roten Blutkörperchen aller Wirbeltiere besitzen in den frühesten Stadien der Entwicklung das Vermögen, sich durch Teilung zu vermehren. Die roten Blutkörperchen der Säugetiere haben zu dieser Zeit einen Kern.

9) Die beifolgende Tabelle gibt einen Überblick über die Abstammung der einzelnen Organe und Gewebe von den Keimblättern.

I. Äufseres Keimblatt.

Epidermis, Haare, Nägel, Epithel der Hautdrüsen, centrales und peripheres Nervensystem, Epithel der Sinnesorgane, die Linse.

II. Primäres inneres Keimblatt.

1) Darmdrüsenblatt oder sekundäres inneres Keimblatt. Epithel des Darmkanals und seiner Drüsen, Epithel der Harnblase.
2) Chordaanlage.
3) Die mittleren Keimblätter.
   a) Ursegmente. Quergestreifte, willkürliche Muskulatur des Körpers. Teile des Mesenchyms.
   b) Seitenplatten. Epithel der Pleuroperitonealhöhle, die Geschlechtszellen und epithelialen Bestandteile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege. Epithel der Niere und der Harnleiter. Teile des Mesenchyms.
   c) Mesenchymkeime. Gruppe der Bindesubstanzen, Gefäfse und Blut, lymphoide Organe, glatte, nicht willkürliche Muskulatur.

Siebentes Kapitel.

Bildung der äufseren Körperform und des Dottersacks der Wirbeltiere, sowie der Eihüllen der Reptilien und Vögel.

Nachdem wir in den vorausgegangenen Kapiteln die Keimblätter der Wirbeltiere und ihre ersten wichtigen Sonderungen in Nervenrohr, Chorda, Ursegmente, sowie die Entstehung von Blut und Bindegewebe untersucht haben, wird unsere nächste Aufgabe sein, uns mit der Entwicklung der äufseren Körperformen und, was damit in unmittelbarem Zusammenhang steht, mit der Entwicklung embryonaler Anhangsgebilde bekannt zu machen.

Zwischen niederen und höheren Wirbeltieren herrscht in dieser Beziehung eine ganz aufserordentliche Verschiedenheit. Wenn der Embryo eines Amphioxus die ersten Entwicklungsprozesse durchgemacht hat, so streckt er sich in die Länge und zeigt schon im grofsen und ganzen die wurm- oder fischartige Gestalt des erwachsenen Tieres. Je mehr wir aber in der Wirbeltierreihe emporsteigen, um so unähnlicher werden die Embryonen dem ausgebildeten Tiere, wenn sie sich auf dem entsprechenden Ausbildungsstadium des Amphioxus-Embryo befinden; sie nehmen jetzt sehr sonderbare und fremdartige Gestalten an, indem sie von eigentümlichen Hüllen umschlossen und mit verschiedenen, später wieder schwindenden Anhängen versehen werden.

In erster Linie läfst sich diese Verschiedenheit auf die mehr oder minder grofse Ansammlung von Nahrungsdotter zurückführen, welchen wir schon in den vorausgegangenen Kapiteln einen so grofsen Einflufs auf alle Entwicklungsprozesse haben ausüben sehen. Der Nahrungsdotter hat für den werdenden Organismus eine zweifache. Bedeutung. In physiologischer Hinsicht ist er eine reiche Kraftquelle, welche es allein ermöglicht, dafs sich die Entwicklung in ununterbrochener Folge abspielt, ohne dafs der schon hoch organisierte Embryo von aufsen Nahrung aufzunehmen braucht. In morphologischer Hinsicht dagegen spielt der Dotter die Rolle eines Ballastes, welcher in die direkte und freie Entwicklung derjenigen Organe, welche mit seiner Aufnahme und Verarbeitung betraut sind, hemmend und umgestaltend eingreift. Schon gleich am Anfang der Entwicklung konnten wir sehen, wie durch seine Anwesenheit der Furchungsprozefs und die Bildung der Keimblätter verlangsamt, abgeändert und in gewisser Beziehung geradezu gestört werden. Desgleichen werden wir auch wieder im folgenden zu zeigen

haben, wie die normale Gestaltung des Darmkanals und des Leibes infolge der Anwesenheit des Dotters nur nach und nach auf Umwegen erzielt werden kann.

In zweiter Linie wird bei den Wirbeltieren die grofse Verschiedenheit, welche uns die Embryonen darbieten, durch das Medium, in welchem sich die Eier entwickeln, hervorgerufen. Eier, welche in das Wasser entleert werden, wie es bei den wasserbewohnenden Wirbeltieren meist geschieht, entwickeln sich in einer einfacheren und direkteren Weise als Eier, die, mit festen Schalen versehen, an das Land abgelegt werden, oder als Eier, die in der Gebärmutter bis zur Geburt des Embryo eingeschlossen sind.

In den beiden letzteren Fällen wird der sich bildende Organismus erst auf bedeutenden Umwegen zu seinem Ziele geführt. Denn neben den bleibenden Organen entwickeln sich gleichzeitig auch solche, welche für das nachembryonale Leben keine Bedeutung haben, welche aber während des Eilebens teils dem zarten und weichen, leicht zu beschädigenden Körper als Hüllen zum Schutz, teils zur Atmung und teils zur Nahrungsaufnahme dienen. Diese werden am Ende des embryonalen Lebens entweder rückgebildet oder bei der Geburt als nutzlose und bedeutungslose Gebilde abgeworfen. Da sie sich aber aus den Keimblättern entwickeln, müssen sie auch füglich als zu dem werdenden Organismus unmittelbar hinzugehörig und als seine Embryonalorgane aufgefafst und in dieser Weise auch bei der Formbeschreibung behandelt werden.

Das umfangreiche Material, welches hier wieder zu bewältigen ist, will ich in zwei Teile gruppiert vorführen.

Im ersten Teil wollen wir untersuchen, wie der Embryo das Hindernis, welches ihm durch die Anwesenheit des Dotters gesetzt ist, überwindet und eine dem definitiven Zustand entsprechende Form gewinnt.

Im zweiten und zugleich umfangreicheren Teil haben wir uns dann noch mit den embryonalen Hüllbildungen und Anhangsorganen, die verschiedenen Zwecken dienen, eingehender zu beschäftigen.

Die Ansammlung von Dottermaterial greift in den Gang der Entwicklung am wenigsten störend bei den Amphibien ein. Sie stehen daher zwischen dem Amphioxus mit direkter Entwicklung und den übrigen Wirbeltieren gleichsam in der Mitte und vermitteln zwischen ihnen einen Übergang. Der Dotter nimmt bei den Amphibien an dem Furchungsprozefs mit teil; nach seinem Abschlufs findet er sich der Hauptmasse nach in den grofsen Dotterzellen angehäuft, welche den Boden der Keimblase bilden (Fig. 33); bei der Gastrulation wird er in die Urdarmhöhle mit aufgenommen, welche er fast ganz ausfüllt (Fig. 57 u. 58): nach Abschnürung der Leibessäcke liegen die grofsen Dotterzellen in ähnlicher Weise in der ventralen Wand des eigentlichen Darmes (Fig. 138 *yk*). Hier werden sie teils aufgelöst und zum Wachstum der übrigen Körperteile verwandt, teils nehmen sie direkt an der Bildung des Epithels der ventralen Darmwand teil.

Infolge der Anwesenheit des grofsen Haufens der Dotterzellen gewinnt der Amphibienembryo zu einer Zeit, wo die Amphioxuslarve schon langgestreckt und fischartig geworden ist, eine unförmliche Be-

schaffenheit. Der auf dem Gastrulastadium kugelige Körper wird später durch Streckung eiförmig. Darauf beginnen sich an den beiden Enden seiner Längsachse Kopf- und Schwanzende als kleine Höcker abzusetzen (Fig. 138 u. 70). Der zwischen ihnen gelegene mittlere oder Rumpfteil wird an seiner dorsalen Partie, in welcher Nervenrohr, Chorda und Ursegmente entwickelt sind, etwas eingekrümmt, so dafs Kopf- und Schwanzhöcker durch eine konkave Linie verbunden werden. Die ventrale Hälfte des Rumpfes ist dagegen in hohem Mafse aufgetrieben und bruchsackartig nach unten und seitlich hervorgewölbt, da sie mit Dotterzellen angefüllt ist. Man nennt die Auftreibung daher auch den Dottersack.

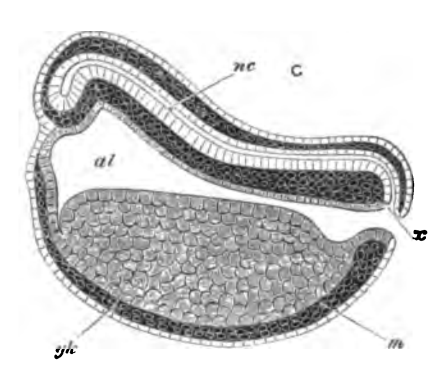


Fig. 138. **Schematischer Längsschnitt durch einen Embryo des Frosches.** Nach Götte, aus Balfour.

nc Nervenrohr, *x* Kommunikation desselben mit Urmund und Darmkanal *al*, *yk* Dotterzellen, *m* mittleres Keimblatt. Der Einfachheit wegen ist das äufsere Keimblatt nur als einreihige Zellenschicht dargestellt.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung nimmt der Embryo immer mehr eine fischähnliche Gestalt an. Das vordere und namentlich das hintere Ende des Körpers wächst stärker in die Länge. Die Mitte des Rumpfes wird dünner; denn der Dottersack wird mit dem Verbrauch des Dottermaterials kleiner und schwindet schliefslich ganz, wobei seine Wandungen in die ventrale Darm- und Bauchwand aufgenommen werden.

Die Störungen im normalen Verlauf der Entwicklung werden in demselbem Mafse gröfser, als der Dotter an Menge zunimmt, was bei den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel der Fall ist. Der Dotter zerfällt nicht mehr in einen Haufen von Dotterzellen, wie bei den Amphibien, er ist am Furchungsprozefs nur in einem geringen Mafse beteiligt, insofern Kerne in die dem Keim anliegende Dotterschicht hineingeraten und, von Protoplasma umgeben, sich durch Teilung weiter vermehren. Die Gastrulaform ist bis zur Unkenntlichkeit abgeändert; nur ein kleiner Teil ihrer Rückenfläche besteht aus Zellen, die zu den zwei primären Keimblättern angeordnet sind (Fig. 75, 77); die Bauchseite dagegen, an welcher sich bei den Amphibien die Dotterzellen vorfinden, ist ungefurchte Dottermasse. So erhalten wir den eigentümlichen Befund, dafs sich bei den genannten Wirbeltieren der Embryo, wenn wir den Dotter als nicht zum Körper gehörig betrachten

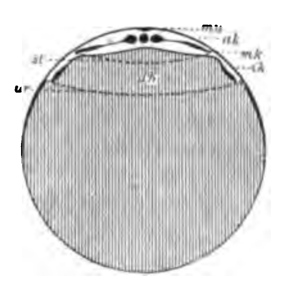


Fig. 139. **Schematischer Durchschnitt durch ein Hühnerei am Anfang des zweiten Brüttages.**

Die drei Keimblätter, das äufsere *ak*, das mittlere *mk*, das innere *ik*, sind glatt über dem Nahrungsdotter ausgebreitet. Das mittlere Blatt endet an der punktierten Linie *st* mit dem Sinus terminalis, welcher den Gefäfshof abgrenzt. *ur* Umwachsungsrand.

wollen, aus flach ausgebreiteten Blättern anstatt aus einer Becherform zu entwickeln scheint (Fig. 75 und 139). Ferner sehen wir noch mehr, als es schon bei den Amphibien der Fall ist, einen scharfen Gegensatz zwischen Rücken- und Bauchfläche des Eies während der Entwicklung durchgeführt. An ersterer bilden sich zunächst allein alle wichtigen Organanlagen, das Nervensystem, die Chorda, die Ursegmente (Fig. 131), während an der Bauchseite nur wenige und geringfügige Veränderungen zu bemerken sind. Die Veränderungen bestehen hauptsächlich darin, dafs die Keimblätter sich ventralwärts ausbreiten, über die Dottermasse herüberwachsen (Fig. 142 bis 145) und um sie einen geschlossenen, aus mehreren Schichten bestehenden Sack herstellen. Die Umwachsung des ungeteilten Dotters durch die Keimblätter vollzieht sich im ganzen sehr langsam: sie beansprucht um so mehr Zeit, je massenhafter das angesammelte Dottermaterial ist; so wird sie z. B. bei den Vögeln erst auf einer sehr späten Entwicklungsstufe beendet, wo der Embryo schon eine hohe Ausbildung erreicht hat (Fig. 145).

Man hat bei den meroblastischen Eiern den Teil der Keimblätter, an welchem die ersten Organanlagen (Nervenrohr, Chorda, Ursegmente etc.) auftreten, als embryonalen Bezirk von dem übrigen oder dem aufserembryonalen Bezirk unterschieden. Die Unterscheidung ist eine zweckmäfsige und notwendige; die Namen „embryonal und aufserembryonal" aber hätten passendere sein können, da ja selbstverständlicherweise alles, was aus der Eizelle hervorgeht, also auch das, was der aufserembryonale Bezirk liefert, zum Embryo hinzugerechnet werden mufs.

Somit entsteht jetzt für uns eine doppelte Aufgabe, erstens zu untersuchen, wie sich im Embryonalbezirk aus den flach ausgebreiteten Keimblättern der Wirbeltierkörper mit Kopf- und Schwanzende entwickelt, und zweitens die Veränderungen zu beschreiben, welche der aufserembryonale Bezirk eingeht.

1. Die Bildung des Rumpfes durch Einfaltung der Keimblätter zu Röhren.

Um uns die Beschreibung zu erleichtern, wollen wir das äufsere Keimblatt und das ihm anliegende Hautfaserblatt mit einem Namen, als Rumpfplatte, und ebenso das Darmdrüsenblatt und das Darmfaserblatt zusammen als Darmplatte bezeichnen. Aus der Rumpfplatte bildet sich durch Einfaltung das Rumpfrohr oder die Rumpfwand des Körpers, aus der Darmplatte entsteht in gleicher Weise das Darmrohr. Beim Hühnchen läfst sich der Prozefs der Einfaltung in den ersten Tagen der Bebrütung in allen Einzelheiten leicht verfolgen.

Am frühesten beginnt sich — beim Hühnchen am Anfang des zweiten Brüttages — der Kopf anzulegen, indem in geringer Entfernung vom vorderen Ende der Nervenrinne die Rumpfplatte eine quer verlaufende, kleine Falte schlägt, deren Firste nach abwärts gekehrt ist (Fig. 140 *kf*). An der Oberfläche der Keimhaut ruft die Kopffalte, wie sie in den Lehrbüchern bezeichnet wird, eine die Embryonalanlage von vorn her abgrenzende halbmondförmige Furche (Fig. 128) — die Grenzrinne von His — hervor. Der abgegrenzte Bezirk heifst der Kopfhöcker. In derselben Weise faltet sich die

Rumpfplatte (Fig. 137 *so*) bald darauf links und rechts von der Anlage des Rückenmarks in geringer Entfernung von der Medianebene zu den Seitenfalten ein, die an der Oberfläche sich ebenfalls wieder in den seitlichen Grenzrinnen markieren (Fig. 119). Am spätesten endlich beginnt das hintere Ende des Embryo sich als Schwanzhöcker (Fig. 146) abzusetzen dadurch, dafs die Seitenfalten am hinteren Ende des Primitivstreifens umbiegen und sich in der halbmondförmigen, mit der Konkavität nach vorn gerichteten Schwanzfalte vereinigen, welcher an der Oberfläche die hintere Grenzrinne entspricht. Infolge dieser Einfaltungen der Rumpfplatte ist ein kleiner Teil der Keimblätter, der allein für die Bildung des bleibenden Körpers beansprucht wird, durch einen rings geschlossenen Grenzgraben vom aufserembryonalen, viel umfangreicheren Bezirk getrennt, der zur Bildung von Dottersack und Eihäuten dient.

Zur Vermeidung von Mifsverständnissen sei noch darauf aufmerksam gemacht, dafs wie vordere, seitliche und hintere Grenzrinnen zusammen einen einzigen Ringgraben bilden, so auch Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten, wenn sie sich deutlicher ausprägen, alle ineinander übergehen und so nur Teile einer einzigen Falte sind, welche die Embryonalanlage ringsum einschliefst. Indem die Falten sich vergröfsern, legen sich ihre zuerst nach abwärts gerichteten Firsten derart um, dafs sie sich alle der Mitte des Embryonalbezirks zuwenden, wachsen hier von vorn und hinten, von links und rechts einander entgegen und nähern sich schliefslich in einem kleinen Bezirk, welcher etwa der Mitte der embryonalen Bauchfläche entspricht und an dem Medianschnitt durch diese Gegend (Fig. 143) durch eine ringförmige Linie (*hn*) bezeichnet ist. Es kommt so ein kleiner, wurmartiger Körper zustande, welcher dem aufserembryonalen Bezirk der Keimhaut von oben aufliegt und mit ihm durch einen hohlen Stiel (*hn*) verbunden ist. Der Stiel bezeichnet die Stelle, an welcher die von allen Seiten aufeinander zu wachsenden Faltenränder zusammengetroffen sind, aber eine vollständige Abschnürung des embryonalen Bezirks vom aufserembryonalen unterblieben ist.

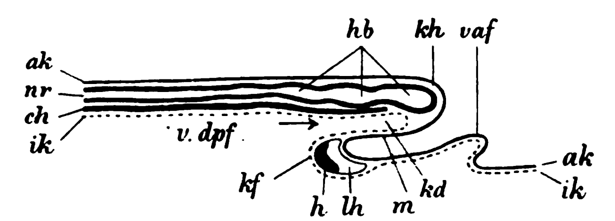


Fig. 140. **Schematischer Medianschnitt durch einen Vogelembryo zur Erläuterung der Kopf- und Amnionbildung.**
ak, *ik* Äufseres und inneres Keimblatt, *ch* Chorda, *h* Herzanlage, *hb* Hirnblasen, *kd* Kopfdarmhöhle, *kf* Kopffalte, *kh* Kopfhöcker, *lh* Leibeshöhle, *m* Mundbucht, *nr* Nervenrohr, *v.dpf* vordere Darmpforte, *v.af* vordere Amnionfalte.

Wer sich den Vorgang, der für das Verständnis der tierischen Formbildung überaus wichtig ist, noch klarer und verständlicher machen will, tue dies mit Hilfe eines leicht herzustellenden Modelles. Er breite über den Rücken seiner auf einem Tisch ausgestreckten linken Hand ein Tuch, welches die Keimhaut darstellen soll, flach aus, dann falte er mit der rechten Hand das Tuch ein, indem er es um die Spitzen der linken Finger ein wenig nach unten herumschlägt.

Die künstlich gebildete Falte entspricht der oben beschriebenen Kopffalte. Die Fingerspitzen, welche durch den Umschlag des Tuches eine untere Bedeckung empfangen haben und nach aufsen über das sonst glatt ausgebreitete Tuch hervorstehen, sind dem Kopfhöcker zu vergleichen. Ferner können wir uns das Rückwärtswachsen der Kopffalte dadurch veranschaulichen, dafs wir das Tuch noch weiter über die untere Fläche der Finger nach der Handwurzel zu einstülpen. In derselben Weise schlage man das Tuch auch noch um die Seitenränder der Hand herum und schiebe die so künstlich hervorgerufene halbringförmige Falte, die an der Handwurzel eine Unterbrechung zeigt, bis zur Mitte des Handtellers vor. Dann stellt das Tuch rings um die Hand eine röhrenförmige Scheide dar, die an einer Stelle durch einen Verbindungsstrang mit dem glatt ausgebreiteten Reste des Tuches zusammenhängt.

Ein ähnlicher Vorgang, wie der äufserlich sichtbare, eben beschriebene Faltungsprozefs, durch welchen die Seiten- und die Bauchwand des Körpers aus der blattförmigen Anlage gebildet wird, spielt sich gleichzeitig im Innern des Embryo an der Darmplatte ab. An ihr entwickeln sich, wie an der Rumpfplatte, eine vordere, eine hintere und zwei seitliche Darmfalten. Zuerst faltet sich zur Zeit, wo der Kopf sich sondert (Fig. 140), auch die diesem Abschnitt entsprechende Darmplatte zu einer Röhre, der sogenannten Kopfdarmhöhle (*kd*), zusammen. Derselbe Vorgang wiederholt sich am dritten Tage der Bebrütung am hinteren Ende der Embryonalanlage, an welchem der Schwanzteil (Fig. 146) sichtbar wird und durch Einfaltung der Darmplatte die Becken- und Schwanzdarmhöhle angelegt wird. Beide Darmteile sind ursprünglich nach aufsen oder nach der Körperoberfläche zu blind geschlossen. Am Kopf fehlt noch eine Mundöffnung, am hinteren Leibesende ein After. Wenn man dagegen den Fruchthof mit dem in Ausbildung begriffenen Embryo vom Dotter abhebt und von der unteren Seite her betrachtet, so zeigen der vordere und der hintere Abschnitt des Darmkanals eine Öffnung (Fig. 140 *v.dpf* und 146), durch welche man von der Dotterseite her in die nach aufsen abgeschlossenen Höhlen hineinsehen kann. Die eine Öffnung wird als die vordere, die andere als die hintere Darmpforte oder der hintere Darmeingang bezeichnet.

Zwischen beiden Pforten bleibt noch längere Zeit der mittlere Abschnitt des Darmkanals als blattförmige Anlage bestehen. Indem sich diese dann etwas nach abwärts einbiegt (Fig. 137 u. 142), entsteht unter der Chorda dorsalis eine Darmrinne (Fig. 142 *dr*), die zwischen Kopf- und Beckendarmhöhle liegt. Durch stärkeres Hervortreten der seitlichen Darmfalten (*df*) wird die Rinne immer tiefer und wird endlich dadurch, dafs die Faltenränder sich von vorn, von hinten und von beiden Seiten nähern, in derselben Weise wie die Rumpfwand zum Rohr geschlossen. Nur an einer kleinen Stelle, welche in Fig. 143—145 durch die ringförmige Linie *dn* bezeichnet ist, wird der Faltungs- und Abschnürungsprozefs nicht zu Ende geführt; es bleibt hier das Darmrohr wieder mit dem aufserembryonalen Teil der Darmplatte, welcher den Dotter einschliefst, durch einen hohlen Stiel in Verbindung.

2. Die Verwendung des außerembryonalen Bezirks der Keimblätter zum Dottersack der Fische und zu den Eihäuten der Reptilien und Vögel.

a) Der Dottersack der Fische.

Der außerembryonale Bezirk der Eihäute liefert bei den Fischen nur einen Sack, der zur Aufnahme des Dotters dient. So zeigt uns Fig. 141 den Embryo eines Selachiers, der durch Einfaltung der Keimblätter aus dem in Fig. 75 dargestellten scheibenförmigen Stadium in der für das Hühnchen beschriebenen Weise entstanden ist, während der größere Teil des Eies zu einem großen Dottersack geworden ist, der mit der Mitte des Bauches durch einen längeren Stiel verbunden ist. Von hier bieten uns die Teleostier Übergänge zu einem Zustand, in welchem der Dottersack wie bei den Amphibien sich vom Mitteldarm nicht durch einen Stiel absetzt, sondern nur eine weite Ausbuchtung desselben und der Bauchwand darstellt.

Sehen wir uns den Bau des Dottersacks jetzt noch genauer an. Wie schon oben bemerkt, breiten sich alle vier Keimblätter nacheinander um die ungeteilte Dottermasse der meroblastischen Eier aus. Wie nun im embryonalen Körper die beiden mittleren Keimblätter auseinanderweichen und die Leibeshöhle zwischen sich hervortreten lassen, so geschieht es später auch im außerembryonalen Bezirk. Im Bereich des mittleren Keimblattes bildet sich ringsum ein enger Spaltraum aus, für welchen der Name „außerembryonale Leibeshöhle" oder Keimblasencoelom (Höhle des Blastoderms Kölliker) am

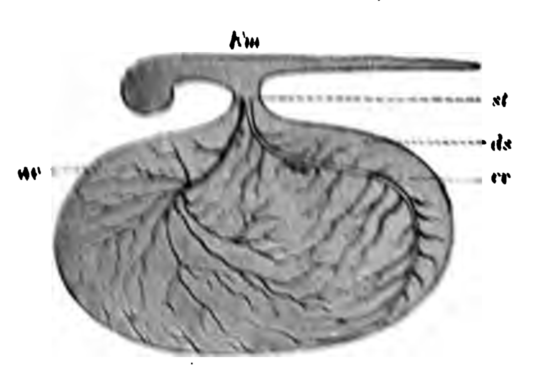


Fig. 141. Älterer Embryo eines Haifisches (Pristiurus). Nach Rückert.
Km Embryo, ds Dottersack, st Stiel des Dottersacks, ar Arteria vitellina, vv Vena vitellina.

beiden passend würde; er trennt die Umhüllung des Dotters in zwei Platten, von welchen die innere die unmittelbare Fortsetzung des Darmrohres, die äußere dagegen die Fortsetzung der Rumpfwand ist. [illegible] genommen, haben wir daher um den Dotter eine doppelte Sackbildung vor uns, die wir als Darmdottersack und Hautdottersack unterscheiden können. Jener ist nichts anderes als eine bruchsackartige Ausstülpung des Darmrohres, dieser der Rumpfwand.

Es wurde schon erwähnt, daß die Abschnürung des Dottersacks vom embryonalen Körper eine sehr verschiedenartige sein und so weit gehen kann, daß der Zusammenhang zwischen beiden nur noch durch einen dünnen Stiel (Fig. 141 st) unterhalten wird. Eine genauere Untersuchung zeigt im letzteren Fall den Stiel wieder aus zwei engen, ineinander gesteckten Röhren zusammengesetzt, von denen die äußere den Hautdottersack mit der Bauchwand und die innere den Darmdottersack mit dem Darmrohr verbindet. Die erstere heißt man den Hautnabel, die letztere den Darmnabel oder Dottergang (Ductus vitello-

intestinalis. Die Ansatzstelle des Hautstiels in der Mitte der embryonalen Bauchfläche heifst der Hautnabel; die entsprechende Ansatzstelle des Darmstiels am Darm der Darmnabel.

Schliefslich hat der Dottersack bei den Fischen dasselbe Schicksal wie bei den Amphibien. Er wird selbst in dem extremen Fall wie bei den Selachiern noch zur Bildung der Darm- und Leibeswand benutzt. Er schrumpft, je mehr sein Inhalt verflüssigt und aufgesaugt wird. Der Darmdottersack wird dann, wenn er ganz klein geworden ist, in die Leibeshöhle eingezogen und dient endlich zum Verschlufs des Darmnabels, ebenso wie der Hautdottersack bei seinem Schwund den Hautnabel zuschliefst.

b) Die Eihüllen der Reptilien und Vögel.

Zu dem Dottersack, der schon bei den Amphibien und Fischen auftritt, gesellen sich bei den Reptilien und Vögeln noch drei weitere embryonale Anhangsgebilde hinzu: 1) das Schafhäutchen oder Amnion, 2) die seröse Hülle und 3) der Harnsack oder die Allantois. Unserer Darstellung sollen besonders wieder die Verhältnisse beim Hühnchen zur Grundlage dienen.

Amnion und seröse Hülle sind ihrem Ursprung nach auf den aufserembryonalen Bezirk der Keimblätter und zwar auf den Teil zurückzuführen, welcher bei den Fischen zum Hautdottersack verwandt wird. Sie entstehen abermals aus Falten, welche, um den noch kleinen Embryo herumwachsend, eine doppelte Umhüllung für ihn liefern. Schon zur Zeit, wo man am vorderen Ende der Embryonalanlage (Fig. 140) die halbkreisförmige Kopffalte wahrnimmt, durch deren Wachstum der Kopf des Embryo sich sondert, tritt bereits in geringer Entfernung vor ihr die vordere Amnionfalte (*vaf*) auf in einem Bezirk, in welchem das mittlere Keimblatt am Anfang der Entwicklung fehlt, so dafs äufseres und inneres Grenzblatt hier direkt zusammenstofsen. Beide sind daher auch gleichmäfsig an der Bildung der vorderen Amnionfalte oder des Proamnion beteiligt (Fig. 140). Während nun die Kopffalte (*kf*) mit ihrem Umschlagsrand nach dem Dotter vordringt, erhebt sich, durch die Grenzrinne von ihr getrennt, die vordere Amnionfalte (*vaf*) in entgegengesetzter Richtung nach aufsen über das Niveau der Keimhaut. Sich ziemlich rasch vergröfsernd, wächst sie, indem sie sich mit ihrer Firste nach rückwärts umlegt, kapuzenartig über den Kopf herüber und bedeckt schon am Ende des zweiten Brüttages seinen vordersten Teil wie ein dünner, durchsichtiger Schleier und wird die Kopfscheide genannt (Fig. 143 *vaf*).

Auf einem etwas späteren Stadium entwickeln sich am Schwanzende und zu beiden Seiten des Embryo die hintere und die seitlichen Amnionfalten und hier zwar an Stellen, wo überall mittleres Keimblatt angelegt und in Haut- und Darmfaserblatt getrennt ist. Sie nehmen daher auch hier allein durch Einfaltung des äufseren Keimblattes und des ihm dicht anliegenden Hautfaserblattes ihren Ursprung.

Die hintere Falte ist zur Zeit, wo der Kopf schon von dem schleierartigen Häutchen überzogen ist, noch sehr unscheinbar, sie vergröfsert sich langsam und legt sich hierbei über das hintere Körperende als Schwanzscheide herüber (Fig. 146 *am* und Fig. 143 *haf*).

Die **seitlichen Amnionfalten** erheben sich nach aufsen von den seitlichen Grenzrinnen (Fig. 137 *om* und Fig. 142 *af*) in entgegengesetzter Richtung als die Seitenfalten, durch deren Umschlag die Seiten- und Bauchwand des Embryo ihren Ursprung nimmt. Sie entfernen sich dadurch mit ihrer Firste mehr und mehr von der Darmplatte (Fig. 137 *sp*), die auf dem Dotter ausgebreitet liegen bleibt. Hierdurch nimmt der aufserembryonale Teil der Leibeshöhle (Fig. 142 lh^2) oder das Keimblasencoelom in der Umgebung des Embryo an Ausdehnung zu. Wenn die seitlichen Amnionfalten bis zur Rückenfläche des Embryo emporgewachsen sind (Fig. 142 *af*), beginnen sie sich mit ihren Rändern medianwärts umzuschlagen und um den Rumpf die sogenannten Seitenscheiden zu bilden.

Da die mit besonderen Namen belegten Falten des Amnion, wenn sie sich in voller Entwicklung befinden, ineinander übergehen und

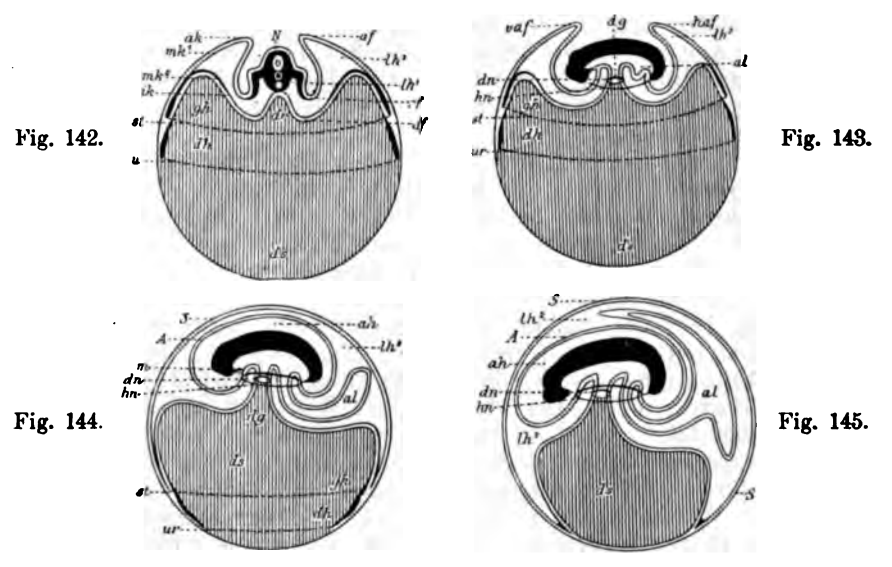


Fig. 142—145. **Schematische Quer- und Längsdurchschnitte durch das Hühnerei auf verschiedenen Stadien der Bebrütung.**

Der Embryo ist im Verhältnis zum Nahrungsdotter der Deutlichkeit wegen viel zu grofs dargestellt.

Fig. 142 u. 143. **Quer- und Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit weit entwickelten Amnionfalten am dritten Tage der Bebrütung.**

Fig. 144. **Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit geschlossenem Amnionsack** (*ah*), **seröser Hülle** (*S*), **Allantois** (*al*) **und Dottersack** (*ds*) **am Anfang des fünften Brüttages.**

Fig. 145. **Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei am siebenten Brüttag.**

In allen Figuren ist der Rücken des Embryo dunkelschwarz, der Darm hell; der Nahrungsdotter durch vertikale Linien schraffiert; in allen Figuren gelten dieselben Bezeichnungen:

ak Äufseres Keimblatt, *af* Amnionfalte, *vaf*, *haf*, *saf* vordere, hintere, seitliche Amnionfalte, *A* Amnion, *ah* Amnionhöhle, *al* Allantois, *dr* Darmrinne, *dg* Dottergang, *df* Darmfalten, *dn* Darmnabel, *dh* Dotterhof (Area vitellina) zwischen den punktierten Linien *st* und *ur*; *ds* Dottersack, *gh* Gefäfshof, *hn* Hautnabel, *ik* inneres Keimblatt, *lh* Leibeshöhle, lh^1 embryonaler, lh^2 aufserembryonaler Teil derselben (Keimblasencoelom), *mk* mittleres Keimblatt, mk^1 seine parietale, mk^2 seine viscerale Lamelle, *N* Nervenrohr, *S* seröse Hülle, *st* Sinus terminalis, äufsere Begrenzung des Gefäfshofes *gh* (Area vasculosa), *ur* Umwachsungsrand, Grenze er den Nahrungsdotter umwachsenden Keimblätter.

nur Abschnitte einer einheitlichen Ringfalte sind, wird schliefslich der Embryo ringsum wie von einem hohen Wall umschlossen. Bei weiterer Vergröfserung neigen dann die Amnionscheiden von vorn und hinten, von links und rechts über dem Rücken des Embryo zusammen (Fig. 142—144 *af*, *vaf*, *haf*), treffen sich mit ihren Rändern in der Medianebene und verwachsen dort untereinander längs einer Linie, der Amnionnaht, die sich von vorn nach rückwärts schliefst. Nur an einer kleinen Stelle, nahe dem Schwanzende, unterbleibt längere Zeit der Verschlufs und erhält sich eine kleine Öffnung.

Die Verwachsung der Amnionfalten erfolgt genau in derselben Weise, wie es auf Seite 60 (Fig. 45—48) im allgemeinen beschrieben worden ist. Jede Falte (Fig. 142 u. 143) besteht aus zwei Blättern, einem inneren und einem äufseren, die am Umschlagsrand ineinander übergehen und durch einen Spalt getrennt werden, welcher ein Teil der aufserembryonalen Leibeshöhle ist. In der Amnionnaht verschmelzen die entsprechenden Faltenblätter beider Seiten; gleichzeitig geht damit Hand in Hand eine Lostrennung der inneren von den äufseren Blättern (Fig. 144). Über dem Rücken des Embryo sind infolgedessen jezt zwei Hüllen, eine innere und eine äufsere, das Amnion (*A*) und die seröse Hülle (*S*), entstanden. Das Amnion ist ein Produkt der inneren Faltenblätter (Fig. 144 *ah*). Es bildet um den Embryo in der ersten Zeit nach seiner Entstehung einen dicht anliegenden Sack, der nur eine sehr kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Amnionhöhle einschliefst. Die seröse Hülle, die sich von den äufseren Faltenblättern herleitet, liegt dem Amnionsack als ein sehr zartes und durchsichtiges Häutchen dicht an und schliefst ihn von aufsen ein (Fig. 144 u. 145 *S*).

Was das weitere Verhalten der beiden Hüllen betrifft, so bleibt der Amnionsack bis zum Ende der embryonalen Entwicklung mit einer kleinen Stelle am Bauch des Embryo, die der Hautnabel heifst, in Verbindung. In den Fig. 143—145 ist diese Stelle durch eine ringförmige Linie (*hn*) kenntlich gemacht. Hier setzen sich die primitiven Schichten der Rumpfwand in entsprechende Schichten des Amnion fort, so z. B. die Epidermis des Körpers in eine Epithellage, welche die Amnionhöhle auskleidet. Der Hautnabel der Reptilien und Vögel entspricht daher dem gleichnamigen Gebilde der Fischembryonen (Fig. 141 *st*), an welchem ja auch der Hautdottersack mit seiner stielförmigen Verlängerung in die Bauchwand übergeht. Wie bei den Fischen umschliefst er (Fig. 143 *hn*) eine Öffnung, welche den im Embryo gelegenen Teil der Leibeshöhle (lh^1) mit dem aufserembryonalen, zwischen den Eihüllen befindlichen Teil (lh^2) verbindet. Ferner tritt durch die Öffnung der am embryonalen Darm befestigte Stiel des Dottersacks oder der Dottergang hindurch, der in den oben genannten Figuren durch den kleinen Ring (*dn*) bezeichnet ist.

Durch Ausscheiden einer eiweifshaltigen, salzigen Flüssigkeit, des Liquor amnii, vergröfsert sich der Amnionsack mit jedem Tage der Bebrütung. Gleichzeitig wird seine Wandung kontraktil. In seinem Hautfaserblatt bilden sich einzelne Zellen zu kontraktilen Fasern aus, die beim Hühnchen vom fünften Tage der Bebrütung an rhythmische Bewegungen veranlassen. Man kann die Kontraktionen, etwa 10 in der Minute, bei unverletzter Eischale beobachten, wenn man die Eier gegen eine helle Lichtquelle hält und sich dabei des von Preyer konstruierten Ooskops bedient.

Die seröse Hülle (*S*) ist eine vollkommen durchsichtige, leicht zerreifsbare Membran, welche der Dotterhaut oder Membrana vitellina fest anliegt. Sie besteht aus zwei dünnen Zellblättern, welche ihren Ursprung von dem äufseren Keimblatt und dem parietalen Mittelblatt herleiten. Als eine gesonderte Bildung ist die seröse Hülle anfänglich (Fig. 144) nur im Bereich des Amnion und des Embryo vorhanden, soweit als sich die Leibeshöhle im mittleren Keimblatt gebildet hat. Sie vergröfsert sich dann in demselben Mafse, als der Dotter umwachsen wird und der Gefäfshof sich nach abwärts ausdehnt (Fig. 145). Parietales und viscerales Mittelblatt weichen mehr und mehr auseinander, bis schliefslich (beim Hühnchen gegen Ende der Bebrütung) eine Trennung im ganzen Umfang der Dotterkugel erfolgt ist.

In Zusammenhang damit verändert sich auch die Wand des Dottersacks. Während sie am Anfang der Umwachsung eine Strecke weit von allen Keimblättern gebildet wird, setzt sie sich nach Ablösung der serösen Hülle nur noch aus dem Darmdrüsenblatt und dem visceralen Mittelblatt zusammen.

Während die Entwicklung des Amnion noch vor sich geht, bildet sich bei den Reptilien und Vögeln ein nicht minder wichtiges embryonales Organ, die Allantois oder der Harnsack. Er hat zwei verschiedene Funktionen gleichzeitig zu erfüllen. Einmal dient er, wie schon sein Name sagt, zur Aufnahme der Ausscheidungsprodukte, welche während des Embryonallebens von Niere und Urniere geliefert werden, und zweitens ist er noch vermöge seines Blutgefäfsreichtums und der oberflächlichen Lage, welche er erhält, das wichtigste embryonale Atmungsorgan. Der Harnsack nimmt aus dem letzten Teil des Enddarms, der später als Kloake bezeichnet wird, seinen Ursprung und ist hier in seiner ersten Anlage beim Hühnchen schon am Ende des zweiten Tages nachzuweisen, zu einer Zeit, wo die Wandungen des Enddarms noch in Entwicklung begriffen sind. Er erscheint hier als eine kleine, blindsackartige Ausbuchtung (*al*) an der vorderen Wand der Darmplatte (*hy*). (Fig. 143 u. Fig. 146 *al*.)

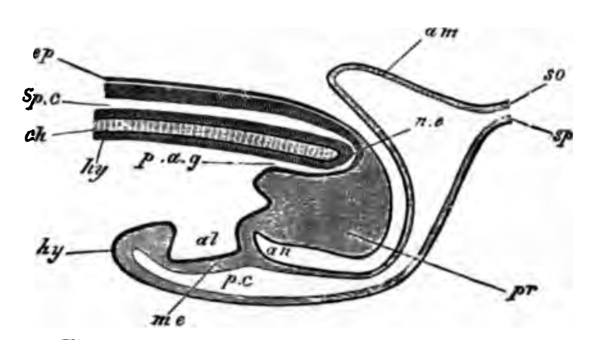


Fig. 146. **Schematischer Längsschnitt durch das Hinterende eines Hühnerembryo zur Zeit der Bildung der Allantois.** Nach Balfour.

Der Schnitt zeigt, dafs das Nervenrohr *sp.c* an seinem Ende mit dem Enddarm *p.a.g* durch einen Canalis neurentericus *n.e* zusammenhängt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens *pr*, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist. *ep* Äufseres Keimblatt, *ch* Chorda, *hy* Darmdrüsenblatt, *al* Allantois, *me* mittleres Keimblatt, *an* die Stelle, wo der After entstehen wird, *am* Amnion, *so* Hautplatte, *sp* Darmplatte.

Die Ausstülpung ist nach innen vom Darmdrüsenblatt ausgekleidet, nach aussen von einer Wucherung des Darmfaserblattes überzogen. Sie vergröfsert sich rasch zu einer Blase, die in die Leibeshöhle hineinwächst (Fig. 143 *al*). Hierbei erweitert sich das blinde Ende, während der Anfangsteil, der in den Enddarm übergeht, sich verengt und zu

einem hohlen Stiel, dem Harngang oder Urachus, verlängert. Am vierten Tage ist der Harnsack so vergröfsert, dafs er in der embryonalen Leibeshöhle keinen Platz mehr findet und sich daher in ihren aufserembryonalen Teil zwischen Darmstiel und Hautstiel hineindrängt (Fig. 144 *al*). Er gelangt so in den Raum zwischen Dottersack (*ds*) und Amnion (*A*), trifft dann auf die Innenfläche der serösen Hülle (*S*) und breitet sich unter ihr auf eine weite Strecke, und zwar über die rechte Seite des embryonalen Körpers aus (Fig. 145).

Hinsichtlich der weiteren Schicksale der Eihüllen beim Hühnchen mögen sich hier noch einige kurze Bemerkungen anschliefsen.

In dem Zeitraum vom fünften bis zum elften Tage, also etwa bis zur Mitte der Bebrütung, treten an dem Dottersack, dem Amnion, der Allantois etc. folgende Veränderungen ein:

In der Wand des Dottersacks, der noch eine ansehnliche Gröfse beibehält, breitet sich in der früher geschilderten Weise der Gefäfshof über gröfsere Strecken aus. Am siebenten Tage bedeckt er etwa zwei Drittel (Fig. 145), am zehnten Tage drei Viertel desselben, wobei die Grenzvene undeutlich wird und die scharfe Abgrenzung gegen den gefäfslosen Abschnitt aufhört. Der Inhalt des Dottersacks ist durch chemische Veränderung des Dotters verflüssigt worden. Von seiner Oberfläche hat sich die seröse Hülle (*S*), soweit sich der Gefäfshof ausgedehnt hat, durch Vergröfserung der aufserembryonalen Leibeshöhle abgehoben. In den Zwischenraum ist gleichzeitig der Harnsack (Fig. 145 *al*) hineingewachsen. Dieser hat sich bis zum zehnten Tage so sehr vergröfsert, dafs er nur einen kleinen Teil vom Dottersack und Amnion unbedeckt läfst. Seine sackartige Beschaffenheit hat er jetzt mehr verloren. Denn zwischen seinem äufseren Blatt, welches fast überall der inneren Fläche der serösen Hülle dicht anliegt, und seinem inneren Blatt, welches an Amnion und Dottersack angrenzt, findet sich nur ein unbedeutender, mit Harnwasser erfüllter Zwischenraum.

Der Harnsack ist ferner zu dieser Zeit ein sehr blutgefäfsreiches Organ geworden und wird von den Nabelgefäfsen gespeist, die uns in einem späteren Artikel über das Blutgefäfssystem noch einmal beschäftigen werden. Am dichtesten ist das Blutgefäfsnetz in seinem äufseren Blatte, welches sich an der Oberfläche des Eies ausbreitet; es dient hier zur Unterhaltung des embryonalen Atmungsprozesses. Denn von dem oberflächlich zirkulierenden Blute wird Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen, teils direkt durch die Eischale, teils aus der am stumpfen Pole des Eies befindlichen Luftkammer (Fig. 9 *a ch*), welcher ein grofser Teil des Harnsacks anliegt. Aufser zur Respiration dient endlich der Harnsack auch noch zur Resorption des Eiweifses, welches während der Bebrütung immer mehr eingedickt und am spitzen Pole des Eies zu einem Klumpen zusammengedrängt wird. Er umwächst und hüllt es in einen Sack ein, dessen epitheliale Oberfläche von der serösen Hülle abstammt, die von dem wuchernden Harnsack mit ausgestülpt worden ist. An der Innenfläche des Eiweifssackes (H. Virchow) entwickeln sich blutgefäfsreiche Zotten, welche sich in das Eiweifs hineinsenken und von Duval, der zuerst auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat, als Placenta beschrieben worden sind.

Auch die Luftkammer hat während der Bebrütung Veränderungen erlitten und sich durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Schalenhaut, in welche sie eingeschlossen ist (Fig. 9), unter Luftaufnahme ausgedehnt. Das Amnion endlich, welches am Anfang seiner Entstehung dem Embryo dicht anliegt, hat sich vergröfsert und ist zu einem mit Amnionwasser stark gefüllten Sacke geworden (Fig. 145 *A*). Seine schon oben beschriebenen rhythmischen Zusammenziehungen werden am achten Tage am lebhaftesten und kräftigsten und nehmen von da bis zum Ende der Bebrütung an Häufigkeit und Stärke ab.

Infolge aller dieser Wachstumsvorgänge beansprucht der Embryo mit Anhängen jetzt einen viel gröfseren Raum als am Anfang der Bebrütung. Er gewinnt ihn dadurch, dafs das den Dotter umgebende Eiweifs oder Albumen sich erheblich vermindert, indem namentlich seine flüssigen Bestandteile teils durch Verdunstung nach aufsen, teils auch durch Resorption von seiten des Embryo schwinden. Die Dotterhaut ist bei der Vergröfserung zerrissen worden.

In einem zweiten Zeitraum, der vom 11. bis zum 21. Tage oder bis zum Ausschlüpfen des Hühnchens reicht, wird der Dottersack infolge der stärkeren Aufsaugung seines Inhaltes mehr und mehr schlaff, so dafs sich seine Wand in Falten zu legen beginnt. Von der serösen Hülle wird er jetzt, da sich die aufserembryonale Leibeshöhle rings um ihn ausgedehnt hat, vollständig abgelöst und hierauf durch Verkürzung des Darmstiels näher an die Bauchwand herangezogen. Am 19. Tage der Bebrütung beginnt er durch den sehr eng gewordenen Hautnabel in die Bauchhöhle selbst hineinzuschlüpfen, wobei er während des Durchtritts durch die Bauchwand Sanduhrform annimmt. Hier wird er zum Verschlufs der Darmwand mit verbraucht.

Eine Rückbildung erfährt das Amnion, insofern die Flüssigkeit abnimmt und fast ganz schwindet, bis die Membran wieder dicht dem embryonalen Körper anliegt. Auch das Eiweifs wird fast vollständig aufgebraucht. Nur der Harnsack fährt zu wuchern fort und wächst schliefslich an der ganzen Innenfläche der serösen Hülle so vollständig herum, dafs seine Ränder sich treffen und untereinander zu einem den Embryo und das Amnion vollständig einschliefsenden Sack verschmelzen. Mit der serösen Hülle verklebt er so fest, dafs seine Lostrennung nicht mehr gelingen will.

Das Harnwasser nimmt gegen Ende der Bebrütung gleichfalls ab und ist zuletzt, wie das Amnionwasser, ganz geschwunden. Infolgedessen gibt es in der Allantois Niederschläge von Harnsalzen, die immer massenhafter werden.

Amnion und Harnsack bilden sich schliefslich vollständig zurück. Indem das Hühnchen kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen die es bedeckenden Hüllen mit dem Schnabel durchstöfst, fängt es an, die in der gröfser gewordenen Luftkammer enthaltene Luft direkt einzuatmen. Eine Folge davon ist, dafs im Harnsack der Blutkreislauf sich verlangsamt und endlich ganz aufhört. Die zuführenden Nabelgefäfse obliterieren. Amnion und Allantois sterben ab, trocknen ein, lösen sich dann vom Hautnabel ab, der sich am letzten Tage vor dem Ausschlüpfen schliefst, und werden, wenn das Küchelchen die Eischale verläfst, mit dieser als dürftige Überreste abgestreift.

Repetitorium zu Kapitel VII.

1) Bei Wirbeltieren, deren Eier wenig Dotter enthalten, nimmt der Embryo nach Ausbildung der Keimblätter eine gestreckte, fischähnliche Gestalt an.

2) In dotterreichen Eiern liefert nur ein kleiner Bezirk der Keimblätter, die Embryonalanlage, den Wirbeltierkörper; der weitaus gröfsere, aufserembryonale Bezirk wird zur Bildung von einem Dottersack und von Eihüllen (letzteres nur bei Reptilien und Vögeln) verwandt.

3) Die einzelnen Blätter der Embryonalanlage schnüren sich vom aufserembryonalen Bezirk ab und falten sich hierbei zu Röhren ein, die Rumpfplatte zur Rumpfwand, die Darmplatte zum Darmrohr (Kopffalte, Schwanzfalte, Seitenfalten, Darmrinne, Darmfalte).

4) Mit den beiden Röhren bleibt der aufserembryonale Bezirk der Keimblätter durch stielartige Verbindungen in Zusammenhang.

5) Bei Fischen entsteht aus dem aufserembryonalen Bezirk der Keimblätter der Dottersack. Er ist aus zwei durch eine Fortsetzung der embryonalen Leibeshöhle getrennten Säcken, dem Darm- und dem Haut-Dottersack, zusammengesetzt.

6) Die Stelle, an welcher sich der Hautdottersack mit einer stielartigen Verlängerung an die embryonale Bauchwand ansetzt, heifst der Hautnabel, die entsprechende Ansatzstelle des Darmdottersacks in der Mitte des Darmrohrs der Darmnabel.

7) Bei Fischen wird der Dottersack nach Resorption des Dottermaterials unter Schrumpfungserscheinungen zum Verschlufs des Darm- und des Haut-Nabels aufgebraucht.

8) Bei Reptilien und Vögeln sinkt der Embryo während seiner Entwicklung in den unter ihm liegenden, flüssiger gewordenen Dotter ein und wird von Faltungen des aufserembryonalen Bezirks der Rumpfplatte, von den vorderen, hinteren und seitlichen Amnionfalten, eingehüllt (Kopfscheide, Schwanzscheide, Seitenscheiden).

9) Infolge des Faltungsprozesses entstehen zwei Säcke um den embryonalen Körper, das Amnion und die seröse Hülle.

10) Das Amnion ist am Hautnabel mit dem Bauch des Embryo verbunden.

11) Der Hautnabel umschliefst eine Öffnung, durch welche der embryonale und der aufserembryonale Teil der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

12) Durch den Hautnabel tritt der Stiel des Dottersacks durch, um sich am Darmnabel an den Darm anzusetzen.

13) Aus der ventralen Wand der letzten Strecke des Enddarms (Kloake) stülpt sich der Harnsack hervor, wächst als eine gestielte Blase 1) in die Leibeshöhle und 2) durch den Hautnabel in ihren aufserembryonalen Teil, breitet sich hier zwischen Amnion und seröser Hülle ringsum aus und fungiert vermöge seines Blutgefäfsreichtums als Atmungsorgan.

14) Am Ende der embryonalen Entwicklung schlüpft der immer kleiner werdende Dottersack nach Verbrauch des Dotters durch den offenen Hautnabel in die Leibeshöhle und wird zum Verschlufs des Darmnabels verwandt.

15) Amnion, seröse Hülle und der aus dem embryonalen Körper herausgewucherte Teil des Harnsacks werden am Hautnabel, der sich schliefst, als nutzlose Gebilde abgestofsen.

Achtes Kapitel.

Die Eihüllen der Säugetiere und des Menschen.

1. Die Säugetiere.

In ihren frühesten Entwicklungsstadien zeigen die Eihäute der Säugetiere mit denjenigen der Reptilien und Vögel eine aufserordentliche Übereinstimmung (Fig. 147). Wir finden einen Dottersack mit reichem Gefäfsnetz (*UV*), ein Amnion (*am*), eine seröse Hülle (*sz*) und eine Allantois (*ALC*); wir finden, dafs sich der Embryo in derselben Weise wie dort aus einem kleinen Bezirk der Keimblase entwickelt und in derselben Weise von dem aufserembryonalen Bezirk abschnürt, mit dem er nur durch einen Darm- und einen Hautstiel in Verbindung bleibt.

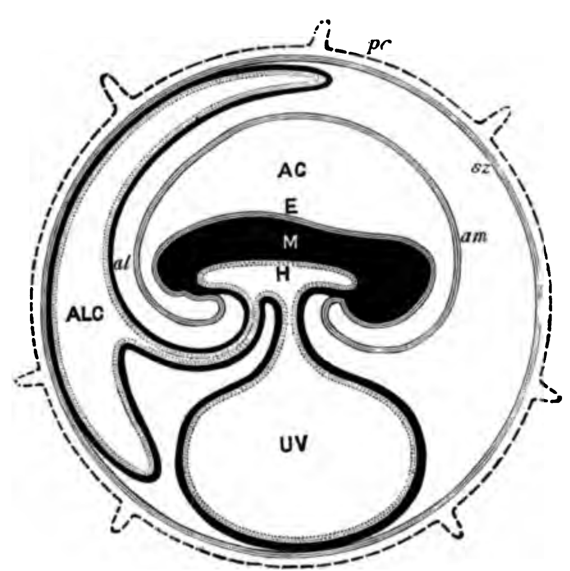


Fig. 147. **Schema der Eihäute eines Säugetieres.** Nach Turner.
pc Zona pellucida mit Zotten (Prochorion), *sz* seröse Hülle, *E* äufseres Keimblatt des Embryo, *am* Amnion, *AC* Amnionhöhle, *M* mittleres Keimblatt des Embryo, *H* inneres Keimblatt desselben, *UV* Dottersack (Vesica umbilicalis), *ALC* Allantoishöhle, *al* Allantois.

Die Übereinstimmung ist eine auffällige und regt zu weiterem Nachdenken an, wenn wir in Betracht ziehen, dafs die namhaft gemachten Entwicklungsprozesse in erster Linie durch die Ansammlung von Dottermaterial in den Eiern der Reptilien und Vögel hervorgerufen werden, und dafs die Eier der meisten Säugetiere des Dotters so gut wie ganz entbehren, von sehr geringer Gröfse sind, eine totale Furchung durchmachen und in allen diesen Beziehungen mehr den Eiern des Amphioxus gleichen.

Warum erleidet nun der Säugetierkeim trotzdem Metamorphosen, die in anderen Fällen nur Folge der Dotteransammlung sind? Warum

entwickelt sich ein Dottersack, der keinen Dotter enthält, mit einem Blutgefäfssystem, das zur Dotterresorption bestimmt ist? Zur Erklärung dieser Verhältnisse müssen wir zu einer Hypothese unsere Zuflucht nehmen, auf welche schon bei Besprechung der Keimblattbildung der Säugetiere hingewiesen wurde und welche sich etwa so formulieren und begründen läfst:

Die Säuger müssen von Tieren abstammen, welche grofse, dotterreiche Eier besessen haben, ovipar gewesen sind, und bei denen sich infolgedessen die embryonalen Hüllen in gleicher Weise wie bei Reptilien und Vögeln entwickelt haben. Bei ihnen müssen die Eier erst nachträglich ihren Dottergehalt wieder eingebüfst haben, und zwar von dem Zeitpunkt an, als sie nicht mehr nach aufsen abgelegt, sondern in der Gebärmutter entwickelt wurden. Denn hiermit war für den werdenden Keim eine neue und ergiebigere, weil unbeschränkte Quelle der Ernährung gefunden in Substanzen, die von den Wandungen der Gebärmutter ausgeschieden wurden. Es bedurfte daher nicht mehr der Mitgift des Dotters. Die Hüllbildungen aber, die durch den Dottergehalt der Eier ursprünglich ins Dasein gerufen worden waren, haben sich erhalten, weil sie auch noch in mancher anderen Beziehung von Nutzen waren, und weil sie unter Wechsel ihrer Funktion in den Dienst der Ernährung durch die Gebärmutter traten und dementsprechende Abänderungen erfuhren.

Zu Gunsten dieser Hypothese können drei Tatsachen angeführt werden. Erstens sind bei den niedersten Säugetierklassen, wie bei den Monotremen und Beuteltieren, die Eier noch gröfser als bei den Placentaltieren; sie zeichnen sich durch einen stärkeren Gehalt an Dotter aus und bilden in dieser Beziehung zu denjenigen der Reptilien und Vögel einen Übergang. Zweitens ist beobachtet worden, dafs die Monotremen (Echidna und Ornithorhynchus), die niedrigste Abteilung der Säugetiere, wie die Reptilien und die Vögel eierlegend sind. Drittens verharren die Eihäute bei den Beuteltieren, welche nächst den Monotremen als die am tiefsten stehenden Säugetiere aufzufassen sind, obwohl die Entwicklung in der Gebärmutter vor sich geht, dauernd in einem Zustande, der demjenigen der Vögel und Reptilien ähnlich ist. Der in ein weites Amnion eingehüllte Embryo besitzt einen sehr grofsen und gefäfsreichen Dottersack, der bis an die seröse Membran heranreicht, ferner eine kleine Allantois und eine seröse Membran. Letztere liegt der Uteruswand dicht an, ohne aber mit ihr enger verbunden zu sein. Nach Resorption des Dotters werden daher wahrscheinlich Substanzen, welche von der Gebärmutter abgesondert werden, durch das Blutgefäfsnetz des Dottersacks aufgenommen. So beginnt zwar eine Art intra-uteriner Ernährung sich bei den Beuteltieren auszubilden, sonst aber liegt der Embryo mit seinen Hüllen in der Höhle der Gebärmutter, wie der Vogel- oder Reptilienembryo mit seinen Hüllen in der festen Eischale.

Bei der Beschreibung der Eihüllen werden wir die Verhältnisse beim Kaninchen zugrunde legen, weil seine Entwicklungsgeschichte am besten untersucht ist, und werden dann, um uns das Verständnis für den Bau der menschlichen Placenta zu erleichtern, in einer kurzen Skizze zeigen, wie sich in der Klasse der Säugetiere engere anatomisch-physiologische Beziehungen zwischen der Schleimhaut der

Gebärmutter und den embryonalen Hüllen in verschiedener Weise herausbilden.

Wenn beim Kaninchen das in die Gebärmutter gelangte Ei sich hierselbst zu der schon früher beschriebenen Keimblase umgewandelt hat, ist es noch von der Zona pellucida eingehüllt. Diese ist mittlerweile zu einem dünnen Häutchen (Prochorion), welches später zerstört wird, ausgedehnt worden. Die Keimblase nimmt an Ausdehnung rasch zu und wächst vom fünften bis siebenten Tage etwa von 1,5 mm auf 5 mm Gröfse heran. Infolge ihrer Gröfsenzunahme legt sich das Prochorion der Innenfläche der Gebärmutter am siebenten und achten Tage so innig an, dafs es immer schwieriger und zuletzt unmöglich wird, die Eier ohne Verletzung abzulösen. Denn beim Zerreifsen des mit den Uteruswandungen verklebten Prochorion wird gewöhlich die ihm dicht anliegende, dünne Keimblase beschädigt und eröffnet, worauf sie unter Ausfliefsen ihres Inhalts zusammenfällt. Auch ihr Inhalt hat Veränderungen erlitten, welche die Untersuchung erschweren; er hat an Konsistenz so zugenommen, dafs er der Dicke des Hühnereiweifses fast gleichkommt.

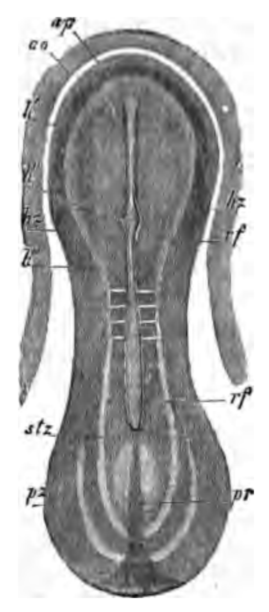


Fig. 148. **Embryonalanlage vom Kaninchen von neun Tagen mit einem Teil des hellen Fruchthofes.** Nach Kölliker.

ap, *ao* Heller, dunkler Fruchthof, *h'*, *h''*, *h'''* Medullarplatte in der Gegend der ersten, zweiten, dritten Hirnblase, *stz* Stammzone, *pz* Parietalzone, *rf* Rückenfurche, *pr* Primitivstreifen.

Während des Festsetzens vergröfsert sich die Embryonalanlage und nimmt, während sie ursprünglich rund war, eine immer mehr gestreckte Form an. Sie wird am siebenten Tage oval (Fig. 108), dann birnförmig und gewinnt am achten Tage eine sohlenartige Gestalt, wobei sie bis zu einer Länge von 3,5 mm heranwächst (Fig. 148).

Wie schon in den vorausgegangenen Kapiteln beschrieben wurde, breitet sich in dieser Zeit das mittlere Keimblatt in der Embryonalanlage aus, bildet sich die Medullarfurche (Fig. 148 *rf*), die Chorda, eine Anzahl von Ursegmenten, erscheint am achten Tage die erste Anlage von Gefäfsen und Blut im Gefäfshof. Am neunten und zehnten Tage faltet sich die Embryonalanlage zum embryonalen Körper zusammen und schnürt sich vom übrigen Teil der Keimblase ab, aus welcher sich gleichzeitig verschiedene Eihäute zu entwickeln beginnen. Alle diese Vorgänge sind bei den Säugetieren in ihren Anfangsstadien dieselben wie bei den Reptilien und Vögeln, so dafs wir uns bei ihrer Beschreibung kurz fassen können. Zur Veranschaulichung mögen die schematischen Zeichnungen dienen, welche von Kölliker entworfen, in vielen Lehrbüchern Aufnahme gefunden haben (Fig. 149, 1—5).

Schema 1 zeigt uns eine Keimblase, die beim Kaninchen etwa dem siebenten bis achten Tage entsprechen würde. Nach aufsen ist sie noch von der sehr verdünnten Dotterhaut (*d*) eingeschlossen, die jetzt auch Prochorion genannt wird, da sich auf ihrer Aufsenfläche bei manchen Säugetieren Eiweifsflocken und -zöttchen aus der von der Uterus-

schleimhaut ausgeschiedenen Flüssigkeit niedergeschlagen haben. Das innere Keimblatt (*i*), das an einer nur wenig jüngeren Keimblase, wie sie in Fig. 94 dargestellt ist, nur bis zur Linie *ge* reicht und noch ein Drittel ihrer Innenfläche unbedeckt läfst, ist jetzt ganz bis zum vegetativen Pole herumgewachsen. Das mittlere Keimblatt (*m*) ist in voller Entwicklung begriffen und nimmt etwa den vierten Teil der

Fig. 149. **Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen eines Säugetieres.** Nach Kölliker.
In den Figuren 1—4 ist der Embryo im Längsdurchschnitt dargestellt.
1) Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage.
2) Ei, an dem sich der Dottersack und das Amnion zu bilden beginnen.
3) Ei, in welchem durch Verwachsung der Amnionfalten der Amnionsack und die seröse Hülle gebildet werden und die Allantois sich anlegt.
4) Ei mit seröser Hülle, die Zotten entwickelt hat, mit gröfserer Allantois und mit einem Embryo, an welchem Mund- und Afteröffnung entstanden sind.
5) Schematische Darstellung eines noch jungen menschlichen Eies, bei dem sich die Gefäfsschicht der Allantois rings an die seröse Hülle angelegt hat und in ihre Zotten hineingewachsen ist. Die seröse Hülle führt von da an den Namen Chorion. Der Hohlraum der Allantois ist verkümmert, der Dottersack ist sehr klein geworden, die Amnionhöhle in Zunahme begriffen.

d Dotterhaut (Zona pellucida). *d'* Zöttchen derselben, *sh* seröse Hülle, *ch* Chorion, *chz* Chorionzotten, *am* Amnion, *ks*, *ss* Kopf- und Schwanzfalte des Amnion, *a* äufseres Keimblatt, *a'* dasselbe vom aufserembryonalen Bezirk der Keimblase, *m* mittleres Keimblatt, *m'* dasselbe vom aufserembryonalen Bezirk, *dd* inneres Keimblatt, *i* dasselbe im aufserembryonalen Bezirk, *df* Gefäfshof, *st* Sinus terminalis, *kh* Höhle der Keimblase, die später zur Höhle des Dottersacks *ds* wird, *dg* Stiel des Dottersacks (Dottergang), *al* Allantois, *e* Embryo, *r* Raum zwischen Chorion und Amnion; aufserembryonaler Teil der Leibeshöhle, mit eiweifsreicher Flüssigkeit erfüllt, *vl* ventrale Leibeswand, *hh* Pericardialhöhle.

Blasenwand ein. Ein kleiner Abschnitt dieser dreiblätterigen Region enthält die Embryonalanlage, die sich etwa auf dem Entwicklungsstadium befinden würde, welches wir bei der Ansicht von der Fläche in der Fig. 108 vor uns haben.

Bei dem in Schema 2 abgebildeten, schon viel weiter entwickelten Embryo (beim Kaninchen etwa am neunten Tage) hat sich das mittlere Keimblatt über den dritten Teil der Keimblase ausgebreitet und schliefst jetzt eine deutlich sichtbare Leibeshöhle ein, indem parietales und viscerales Mittelblatt sowohl im embryonalen als auch im aufserembryonalen Bezirk auseinandergewichen sind. Es reicht bis zu der mit *st* bezeichneten Stelle, an welcher sich als äufsere Grenze des nun deutlich ausgeprägten Gefäfshofes der Sinus terminalis befindet. Die Embryonalanlage ist in Abschnürung von der Keimblase begriffen. Kopf- und Schwanzende des Embryo haben sich durch Faltung der einzelnen Blätter in derselben Weise wie beim Hühnchen vom hellen Fruchthof abgehoben. Wie dort ist eine Kopf- und eine Beckendarmhöhle entstanden mit einer vorderen und einer hinteren Darmpforte, von welchen jede nach der Höhle des Dottersacks geöffnet ist. Zu derselben Zeit erfolgt die Entwicklung des Amnion. An dem schematischen Durchschnitt sieht man, dafs die aufserembryonale Leibeshöhle sehr weit geworden ist, indem sich das äufsere Keimblatt mit dem fest anliegenden parietalen Mittelblatt in der Umgebung des Embryo in die Höhe gehoben und sich in Falten (*ks* u. *ss*) gelegt hat. Über den Kopf hat sich die vordere (*ks*), über den Schwanz die hintere Amnionfalte (*ss*) herübergeschlagen.

Auf dem dritten Schema haben sich die Amnionfalten stark vergröfsert und sind einander über dem Rücken des Embryo bis zur gegenseitigen Berührung ihrer Ränder entgegengewachsen. Das äufsere Blatt der Amnionfalten, das in der Fig. 3 an der Nahtstelle noch mit dem Amnionsack zusammenhängt, später aber sich von diesem ganz ablöst, stellt wie beim Hühnchen die seröse Hülle dar. Diese tritt als selbständige Bildung zuerst in der Umgebung des Embryo auf, während sie weiter nach abwärts noch mit dem Darmdrüsenblatt fest verbunden ist und mit ihm zusammen die hier nur zweiblätterige Wand der ursprünglichen Keimblase ausmacht. Aufserdem läfst uns das dritte Schema noch die erste Anlage des Harnsacks (*al*) erkennen, der in der schon früher beschriebenen Weise (S. 136) aus der vorderen Wand des Hinterdarms hervorwächst und beim Kaninchen schon am neunten Tage als eine kleine, gestielte, sehr gefäfsreiche Blase bemerkt wird.

Das vierte Schema zeigt uns die Entwicklung der Eihüllen viel weiter gediehen. Das Prochorion ist durch Ausdehnung der ganzen Keimblase gesprengt worden und als besondere Hülle nicht mehr nachweisbar. Was wir nach aufsen erblicken, ist die seröse Hülle, die sich in auffallender Weise verändert hat. Sie hat sich erstens vom Amnion vollständig abgelöst; doch ist hierbei zu bemerken, dafs sich bei einigen Säugetieren und namentlich auch beim Menschen ein Verbindungsstiel zwischen beiden Hüllen an der Amnionnaht lange Zeit erhält. Zweitens ist die seröse Hülle überall vom Dottersack getrennt und umgibt als eine dünne Blase lose den Embryo mit seinen übrigen Hüllen. Es ist dieser Zustand dadurch herbeigeführt worden, dafs das mittlere Keimblatt, das in Fig. 3 nur die eine Hälfte der ursprünglichen Keimblase umwachsen hatte, sich nunmehr auch

noch über die andere Hälfte ausgebreitet hat und in seine beiden Blätter auseinandergewichen ist. Dadurch hat sich die Wand des aufserembryonalen Teils der Keimblase nun vollständig wie beim Hühnchen in einen äufseren Sack, die seröse Hülle, und in den durch die Leibeshöhle von ihr getrennten Dottersack gespalten. Der letztere (*ds*), auf dessen ganzer Oberfläche sich jetzt die Dottergefäfse ausbreiten, ist erheblich kleiner geworden und geht durch einen längeren, dünneren Stiel, den Dottergang (*dg*), in den embryonalen Darm über. Der Amnionsack (*am*) hat sich vergröfsert und mit Flüssigkeit, dem Liquor amnii, erfüllt. Seine Wandungen setzen sich am Bauchnabel in die Bauchwand des Embryo fort. Die Allantois (*al*) ist zu einer blutgefäfsreichen, birnförmigen Blase geworden, die zwischen Darmstiel und Bauchnabel hindurch in die Leibeshöhle der Keimblase (Keimblasencoelom) und bis zur serösen Hülle herangewuchert ist.



Fig. 150. **Embryo eines Hundes von 25 Tagen.** 5mal vergröfsert, gestreckt und von vorn gesehen. Nach Bischoff.

d Darmrohr, *ds* Dottersack, *al* Allantois, Harnsack, *un* Urniere, *l* die beiden Leberlappen mit dem Lumen der Vena omphalomesenterica dazwischen, *ve*, *he* vordere, hintere Extremität, *h* Herz, *m* Mund, *au* Auge, *g* Geruchsgrübchen.

Besser als das Schema (Fig. 149, 4) gewährt uns die Abbildung eines Hundeembryo von 25 Tagen (Fig. 150) einen Einblick in den Zusammenhang der beiden blutgefäfsführenden Säcke, der Allantois und des Dottersacks, mit dem Darmkanal. Der Embryo ist aus dem Chorion und dem Amnion herausgenommen. Die vordere Bauchwand ist zum Teil entfernt und dadurch der Hautnabel zerstört worden, der um diese Zeit schon ziemlich eng geworden ist. Der jetzt in ganzer Länge zu erblickende Darmkanal hat sich schon überall zu einem Rohr (*d*) geschlossen; etwa in seiner Mitte geht er vermittelst eines kurzen Dottergangs in den Dottersack (*ds*) über, der bei der Präparation aufgeschnitten worden ist. Ganz am Ende des Darmkanals setzt sich die Allantois (*al*) mit einer stielartigen Verengerung an.

Bis zu diesem Stadium liegt die Übereinstimmung in der Entwicklung der Eihüllen bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien klar zutage. Von jetzt ab aber wird der Entwicklungsgang bei den Säuge-

tieren immer mehr ein abweichender, indem ein Teil der Eihäute in nähere Beziehungen zu der Schleimhaut der Gebärmutter tritt und sich zum Ersatz für den Ausfall des Dotters zu einem Ernährungsorgan für den Embryo umwandelt.

Die interessanten Einrichtungen, welche zur intra-uterinen Ernährung dienen, lassen drei verschiedene Modifikationen unterscheiden, nach denen man die Säugetiere in drei Gruppen einteilen kann.

In der ersten Gruppe, zu der nur die Monotremen und die Beuteltiere gehören, sind die Eihüllen im allgemeinen ähnlich wie bei den Reptilien und Vögeln beschaffen. Die äufserste seröse Eihülle ist glatt; dadurch, dafs sie sich bei den Beuteltieren der blutgefäfsreichen Uterusschleimhaut fest anlegt, nimmt sie aus ihr vermittelst grofser, blasenartig gewordener Epithelzellen (SELENKA) Ernährungsstoffe auf und gibt sie an den Embryo ab.

In der zweiten Gruppe wird eine Vervollkommnung in der intra-uterinen Ernährung dadurch herbeigeführt, dafs die seröse Hülle sich zu einer Zottenhaut oder einem Chorion umwandelt. Sie wird mit Blutgefäfsen versorgt, indem die Allantois an sie herantritt und mit ihrer Bindegewebsschicht, welche die Ausbreitung der Nabelgefäfse enthält, an ihrer Innenfläche rings herum wuchert. Zweitens beginnt sie in Falten und Zotten (Fig. 149[4] u. [5]) auszuwachsen, in welche alsbald auch blutgefäfsführende Fortsätze der Bindegewebsschicht eindringen. Drittens verbinden sich die Schleimhaut der Gebärmutter und das Chorion inniger und fester untereinander; auch die Schleimhaut vergröfsert ihre Oberfläche und erhält Gruben und Vertiefungen, in welche die Zotten hineingreifen. Alle diese Veränderungen haben keinen anderen Zweck, als den Stoffwechsel zwischen mütterlichen und kindlichen Geweben zu erleichtern und zu einem recht ausgiebigen zu machen.

Derartig beschaffene Eihäute treffen wir bei den Schweinearten, den Perissodaktylen, Hippopotamidae, Tylopoden, Traguliden, Sirenen und Cetaceen. Beim Schwein, das uns als Beispiel dienen soll, ist die Eiblase in Anpassung an die Form der Gebärmutter, wie schon auf Seite 94 erwähnt wurde, in einen spindelförmigen Schlauch umgewandelt. Dementsprechend sind auch die inneren embryonalen Anhänge, wie Dottersack und Allantois, in zwei lange Zipfel ausgezogen. Auf der ganzen Oberfläche des Chorion haben sich, mit Ausnahme der beiden Zipfel des Schlauchs, Reihen von sehr gefäfsreichen Wülsten gebildet, die strahlenförmig von einzelnen glatten, runden Flecken der Membran ausgehen und auf ihrem Rande noch mit kleineren, einfachen Papillen bedeckt sind. Den Erhabenheiten und Vertiefungen des Chorion entsprechend, finden sich auch auf der Schleimhaut der Gebärmutter ähnliche kreisförmige, glatte Stellen, die noch insofern bemerkenwert sind, als auf ihnen allein die schlauchförmigen Uterindrüsen zur Ausmündung gelangen. Bei der Geburt lösen sich die ineinandergepafsten Berührungsflächen voneinander ab, ohne dafs in der Schleimhaut der Gebärmutter Substanzverluste entstehen.

In der dritten Gruppe hat sich zum Zweck der intra-uterinen Ernährung aus einem oder mehreren Abschnitten des Chorion ein besonderes Organ, die Placenta oder der Mutterkuchen, entwickelt. Während auf einem Teil der Chorionoberfläche die Zotten verkümmern

und nur spärliche Blutgefäfse vorhanden sind, wuchern an anderen Teilen die Zotten mit ihren Blutgefäfsen um so mächtiger und bedecken sich mit zahlreichen, verzweigten Seitenästen; gleichzeitig gehen sie innigere Beziehungen mit der Schleimhaut der Gebärmutter ein. Diese ist überall, wo sie an die Zottenbüschel anstöfst, stark verdickt, sehr blutgefäfsreich und in lebhafter Wucherung begriffen. Sie schliefst zahlreiche, verzweigte, gröfsere und kleinere Hohlräume ein, in welche die Chorionzotten genau hineinpassen.



Fig. 151. **Fruchtsack vom Schaf.** Nach O. SCHULTZE.
Der Embryo ist 1) in den ihm dicht anliegenden Amnionsack, 2) in den Chorionsack eingeschlossen, in dessen Wand viele Blutgefäfse verlaufen und sich zu den zahlreichen im Chorion entstandenen, fötalen Kotyledonen begeben.

Das Ganze nennt man eine Placenta, und man unterscheidet an ihr den mit Zotten bedeckten Teil des Chorion als Placenta foetalis und den mit ihr verbundenen und ihr angepafsten Teil der Uterusschleimhaut als Placenta uterina. Beide zusammen bilden ein Organ zur Ernährung des Embryo. Im einzelnen zeigt die Placentabildung nicht unerhebliche Modifikationen.

Einen besonderen Typus stellen die Wiederkäuer (Fig. 151) dar, deren Eiblase wie beim Schwein in zwei Zipfel ausgezogen ist.

An ihrem Chorion haben sich sehr viele kleine, fötale Placenten, die man hier Kotyledonen nennt, entwickelt. Ihre Zahl ist bei den einzelnen Arten eine sehr schwankende, 60 bis 100 bei dem Schaf und der Kuh, nur 5 bis 6 bei dem Reh. Sie sind mit entsprechenden Verdickungen der Gebärmutterschleimhaut (Fig. 152), den Placentae uterinae oder Karunkeln (C^1), verbunden, doch nur in lockerer Weise, so dafs schon ein leichter Zug genügt, um eine Trennung herbeizuführen und die Chorionzotten (C^2) aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Gruben, wie die Finger aus dem Handschuh, herauszuziehen. Einen solchen Befund zeigt uns Fig. 152, ein aus der Gebärmutterwand (*u*) herausgeschnittenes Stück mit einer Karunkel (C^1) und dem ihr anhaftenden fötalen Teil des Kotyledon (C^2) und einem Stück Chorion (*Ch*). Kindliche und mütterliche Teile sind durch den Zug teilweise voneinander getrennt. An der Placenta uterina (C^1) gewahrt man zahlreiche kleine Grübchen, an der Placenta foetalis (C^2) die dicht zusammengedrängten, baumartig verzweigten Chorionzotten, die aus den Grübchen herausgelöst sind. Kindliche und mütterliche Gewebe grenzen in dem Mutterkuchen unmittelbar aneinander. Sowohl die Zotten wie die Grübchen der Schleimhaut sind von Epithel überzogen. Die Epithelzellen der Uterusschleimhaut entwickeln in ihrem Innern Fett- und Eiweifskörnchen; sie zerfallen zum Teil und tragen dadurch zur Entstehung einer milchigen Flüssigkeit bei, der sogenannten Uterinmilch, welche sich aus der Placenta uterina auspressen läfst und zur Ernährung des Fötus (Embryotrophe nach BONNET) dient. Zu beachten ist auch, dafs bei den Wiederkäuern die Uterindrüsen nur in der Schleimhaut zwischen den Kotyledonen zur Ausmündung gelangen.

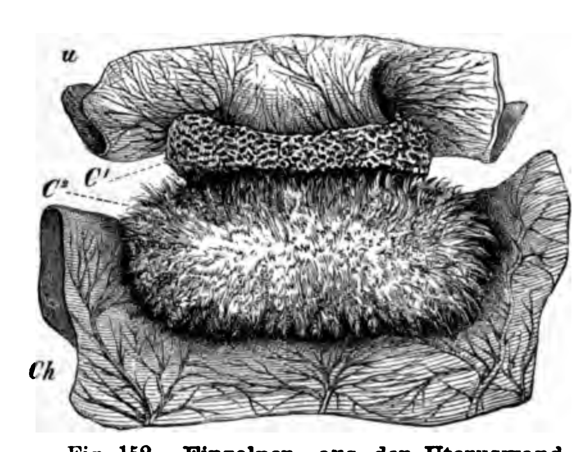


Fig. 152. **Einzelner, aus der Uteruswand herausgeschnittener Kotyledon einer Kuh, die fötalen (C^2) und mütterlichen Teile (C^1) halb voneinander abgelöst.** Nach COLIN, aus BALFOUR. *u* Gebärmutter, C^1 mütterlicher Teil des Kotyledon oder Karunkel (Placenta uterina), *Ch* Chorion des Embryo, C^2 fötaler Teil des Kotyledon (Chorion frondosum oder Placenta foetalis).

Bei allen übrigen Säugetieren, denen eine Placenta zukommt, wird die Durchwachsung kindlicher und mütterlicher Gewebe eine noch innigere. Gleichzeitig entwickelt sich hierbei ein so fester Zusammenhang, dafs jetzt eine Ablösung des Chorion ohne Verletzung der Schleimhaut der Gebärmutter nicht möglich ist. Bei der Geburt wird daher eine mehr oder minder beträchtliche, oberflächliche Schicht von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestofsen. Den abgestofsenen Teil bezeichnet man als die hinfällige Haut oder die Decidua. Man fafst nun nach dem Vorschlag von HUXLEY alle Säugetiere, bei

denen sich infolge der besonderen Entwicklung des Mutterkuchens eine solche Haut bildet, als Mammalia deciduata oder kurzweg als Deciduata zusammen und stellt ihnen die übrigen Säugetiere, mit deren Placentabildung wir uns soeben beschäftigt haben, als die Indeciduata gegenüber.

Nach dem Vorschlag von STRAHL empfiehlt es sich, auch die verschiedenen Placentarformen, je nachdem nur ein lockerer, leicht lösbarer, oder ein festerer Zusammenhang zwischen den kindlichen und mütterlichen Bestandteilen besteht, in Halb- und Vollplacenten einzuteilen (Semiplacenta und Placenta vera). Bei der Semiplacenta werden „inter oder post partum mütterliche Gefäfse nicht eröffnet oder ausgeschaltet"; bei der Placenta vera dagegen treten infolge der innigeren Durchwachsung und der dadurch herbeigeführten Veränderung der embryonalen und mütterlichen Gewebe Gefäfszerreifsungen und Blutungen während der Geburt ein, und erfährt die Schleimhaut der Gebärmutter teilweise Zerstörungen.

Bei den Säugetieren mit einer Decidua und einer Vollplacenta haben wir an dieser wieder zwei Untertypen zu unterscheiden, einen ringförmigen und einen scheibenförmigen Typus oder eine Placenta zonaria und eine Placenta discoidea.



Fig. 153. **Chorionsack einer Füchsin mit Placenta zonaria von aufsen.** Nat. Gröfse. Nach STRAHL.

Die Placenta zonaria findet sich bei den Raubtieren. Die Eiblase besitzt hier gewöhnlich eine tonnenförmige Gestalt (Fig. 153). Mit Ausnahme der beiden Pole, die eine glatte Oberfläche behalten, ist das Chorion in einer gürtelförmigen Zone mit zahlreichen verästelten Zotten bedeckt. Dadurch, dafs sie sich in die verdickte Schleimhaut der Gebärmutter in verschiedenen Richtungen hineinsenken, entsteht auf Durchschnitten das Bild einer unregelmäfsigen Durchflechtung.

Die Epithelzellen des Uterus werden, wo sie an die Zotten angrenzen, verändert und zu einem kernreichen Syncytium umgewandelt, welches eine Grenze zwischen den Zotten und den mütterlichen Blutgefäfsen bildet, die sich zu Hohlräumen drei- bis viermal so weit als die fötalen Kapillaren ausgedehnt haben. Die Ausweitung der mütterlichen Blutbahn ist für die Placentabildung bei den Deciduaten im Gegensatz zu derjenigen der Indeciduaten bedeutungsvoll.

Die zweite Form, die scheibenförmige Placenta, ist den Nagetieren, den Insectivoren, den Fledermäusen und Halbaffen, den Affen und dem Menschen eigentümlich. Hier ist der zur Placenta-

bildung verwandte Teil der Chorionoberfläche klein; zum Ausgleich hierfür aber sind die Zottenbäume am kräftigsten entwickelt; die Verbindung zwischen Placenta uterina und Placenta foetalis ist die innigste; die mütterlichen Bluträume sind, beim Affen und beim Menschen wenigstens, so kolossal wie sonst nirgends ausgeweitet, so dafs die Chorionzotten in sie direkt hineingesenkt zu sein und unmittelbar von mütterlichem Blut umspült zu werden scheinen.

Da wir uns gleich mit der menschlichen Placenta, welche diesem Typus angehört, ausführlicher beschäftigen werden, mögen einstweilen die wenigen Bemerkungen genügen.

Ich schliefse den Abschnitt mit einem Hinweis auf die hohe systematische Bedeutung der embryonalen Anhangsorgane, deren Verschiedenheiten Milne-Edwards, Owen und Huxley zu einer Einteilung der Wirbeltiere benutzt haben, wie sie in § 6 des Repetitorium zu Kapitel VIII aufgestellt sind.

2. Die menschlichen Eihüllen.

Die Erforschung der ersten Entwicklungsstadien des Menschen, die sich in den vier Anfangswochen der Schwangerschaft vollziehen, ist mit aufserordentlichen Schwierigkeiten verbunden. Nur sehr ausnahmsweise gelangt der Embryologe in den Besitz junger menschlicher Eier, sei es, dafs sie bei einer Sektion oder Operation in der Gebärmutter gefunden wurden, oder dafs sie als Fehlgeburten in die Hände eines Arztes gerieten. In letzterem Falle sind die Eier oftmals schon längere Zeit abgestorben gewesen und infolgedessen in Zersetzung begriffen. Endlich verlangt die gute Konservierung und genaue Untersuchung der kleinen und zarten Objekte einen nicht geringen Grad von Geschicklichkeit. So erklärt es sich, dafs wir über den Befruchtungs- und Furchungsprozefs, die Keimblätterbildung, die erste Anlage der Körperform, der Eihüllen und einer grofsen Anzahl von Organen nur wenige, den Menschen betreffende Beobachtungen besitzen. Hier sind wir auf Schlüsse angewiesen, die sich aus der Entwicklung anderer Säugetiere ergeben. So nehmen wir an, dafs die Befruchtung normalerweise in dem erweiterten Anfangsteil der Ei-



Fig. 154. **Uterus gravidus des Menschen, auf acht Tage Graviditätszeit geschätzt.** Von vorn eröffnet. Nach Leopold.
Die Stelle, an welcher die Fruchtblase sitzt, ist als kleines, rundes Feld kenntlich.

leiter stattfindet, dafs hier Samenfäden, die sich vielleicht tage- und wochenlang in den weiblichen Geschlechtsorganen lebend erhalten, das aus dem Eierstock austretende Ei erwarten, dafs letzteres bereits gefurcht in die Höhle der Gebärmutter eintritt, sich in der Schleimhaut festsetzt und in den ersten Wochen der Schwangerschaft Keimblätter, die äufsere Körperform und die Eihüllen nach den für die Säugetiere bekannten Regeln bildet.

Einige Anhaltspunkte gewinnen wir erst vom Ende der zweiten Woche an. In der Literatur findet sich eine von Jahr zu Jahr sich mehrende Anzahl von Keimblasen beschrieben, die meist von Fehlgeburten herrühren, 5—6 mm im Durchmesser haben und deren Alter man auf 10—15 Tage geschätzt hat. Auf sie gestützt, können wir zwei Tatsachen als sicherstehend betrachten.

Erstens. Am Ende der zweiten Woche liegt die Keimblase nicht mehr frei in der Höhle der Gebärmutter, sondern ist in eine

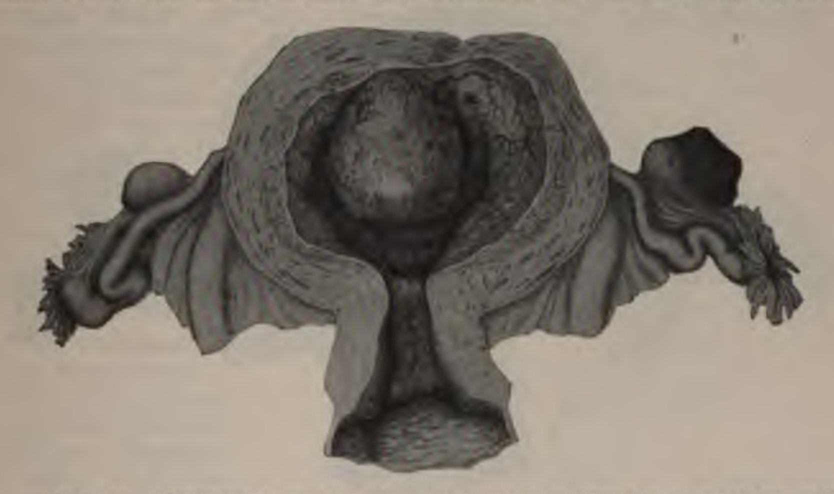


Fig. 155. **Schwangerer Uterus einer Mehrgebärenden, welche sich am 40. Tage der Schwangerschaft getötet hat.** Nach Coste. Durch Eröffnung der vorderen Wand ist die Fruchtkapsel freigelegt. Das zur Entwicklung gelangte Ei entstammt einem Graafschen Bläschen des linken Eierstocks. Denn dieser ist infolge der Entwicklung eines wahren gelben Körpers (Corpus luteum verum) im Vergleich zum rechten Eierstock stark vergrößert.

besondere, durch Wucherung der Schleimhaut entstandene Kapsel eingeschlossen. Über ihre Entstehung haben im Laufe der letzten Jahre sich die Ansichten wesentlich geändert. Früher nahm man allgemein an, dafs das Ei bei seinem Eintritt in die Gebärmutter sich in eine Vertiefung der gewulsteten und in der Umbildung zur Decidua begriffenen Schleimhaut einbettet, dafs die Ränder der Grube hierauf um die Keimblase rings herum wachsen und untereinander zu einer geschlossenen Fruchtkapsel verschmelzen. Als Ort der Verschmelzung deutete man eine der Anheftung gegenüberliegende Stelle, die als Narbe bezeichnet worden ist und der Gefäfse entbehrt, während solche ebenso wie die Uterindrüsen im übrigen Teil der herumgewucherten Schleimhaut vorkommen.

Zu einem anderen Ergebnis haben die neueren Untersuchungen von Peters geführt, welcher Gelegenheit hatte, ein nur wenige Tage

altes menschliches Ei in dem gut konservierten Uterus einer Selbstmörderin bald nach dem Tode zu beobachten. Nach seiner Ansicht zerstört das Ei an der Stelle, wo es der Uterusschleimhaut anliegt, ihr Epithel und dringt dadurch in das unterliegende Bindegewebe etwas hinein. Dabei soll sich der an der Einbettungsstelle befindliche Rand der Schleimhaut, welcher nach der Gebärmutterhöhle zu noch von Epithel überzogen ist, sich verdicken und über das Ei herüberschieben. Somit ist Peters im grofsen und ganzen zu derselben Auffassung wie Graf Spee durch seine sorgfältige Untersuchung der Implantation des Eies vom Meerschweinchen gelangt. Nach Graf Spee geschieht die Einbettung in der Weise, „dafs das Epithel zwischen Ei und Bindegewebe des Uterus vergeht, und dafs das Ei in das subepitheliale Bindegewebe hineingelangt,“ also in eine Bindegewebshöhle zu liegen kommt.



Fig. 156. **Das in Fig. 155 abgebildete Präparat nach Eröffnung der Fruchtkapsel.** Nach Coste. Man sieht jetzt den eingeschlossenen Embryo mit seinen Hüllen, von welchen das Chorion durch einen Kreuzschnitt geöffnet und in vier Zipfeln zur Seite geschlagen ist. Der linke Eierstock mit seinem gelben Körper ist durch einen Längsschnitt halbiert und in seine beiden Hälften auseinandergeklappt worden. Man sieht den Hohlraum des Graafschen Bläschens durch Wucherungen seiner Wand wieder ausgefüllt.

Eine gute Vorstellung von dem Aussehen der Fruchtkapsel auf einem etwas weiter vorgerückten Stadium gibt uns eine lehrreiche Abbildung des französischen Embryologen Coste (Fig. 155). Sie zeigt uns den von vorn her weit geöffneten Uterus einer Mehrgebärenden, welche etwa am 40. Tage ihrer Schwangerschaft Selbstmord begangen hatte. An seiner hinteren Wand und in der Gegend des Fundus springt ein starker Höcker hervor, die Fruchtkapsel, auf deren einer Seite die Einmündungsstelle des linken Eileiters in die Gebärmutterhöhle zu sehen ist. Die Schleimhaut der Gebärmutter ist reichlich von weiten Blutgefäfsen durchzogen, welche sich auf die Fruchtkapsel fortsetzen und nur an ihrer vorderen Wand einen kleinen Bezirk freilassen, welcher der oben erwähnten Narbe entspricht. In der Kapsel

liegt der 40 Tage alte Embryo mit seinen Hüllen lose eingeschlossen, wie Fig. 156 lehrt, welche nach demselben Präparat gezeichnet ist, nachdem durch einen zirkulären Schnitt die vordere Wand geöffnet und der so gebildete Lappen nach dem Cervicalkanal zurückgeschlagen war.

Während bei den Säugetieren nur der Teil der Gebärmutterschleimhaut, welcher zur Placentabildung beiträgt, abgestofsen wird, findet beim Menschen eine viel ausgebreitetere Abstofsung der oberflächlichsten Schicht, nämlich an der ganzen Innenfläche der Uterushöhle statt. Man bezeichnet auch hier den sich ablösenden Teil als hinfällige Haut oder Decidua und unterscheidet an ihr drei Bezirke (Fig. 157), den um die Eiblase herumgeschlagenen Teil als Decidua reflexa (*dr*), den Teil, welcher den Grund der Grube bildet, in der sich das Ei festgesetzt hat, als Decidua serotina (*ds*) und den übrigen Teil als Decidua vera (*du*). In der D. reflexa lernen wir eine Bildung kennen, welche in dieser vollständigen Weise nur dem Menschen und den Affen zukommt, während Anfänge einer solchen sich auch in anderen Abteilungen, wie z. B. bei den Carnivoren, finden. Da die Fruchtkapsel anfangs die Höhle der Gebärmutter nicht vollständig ausfüllt, bleibt zwischen der D. reflexa und D. vera ein mit Schleim erfüllter Raum übrig.

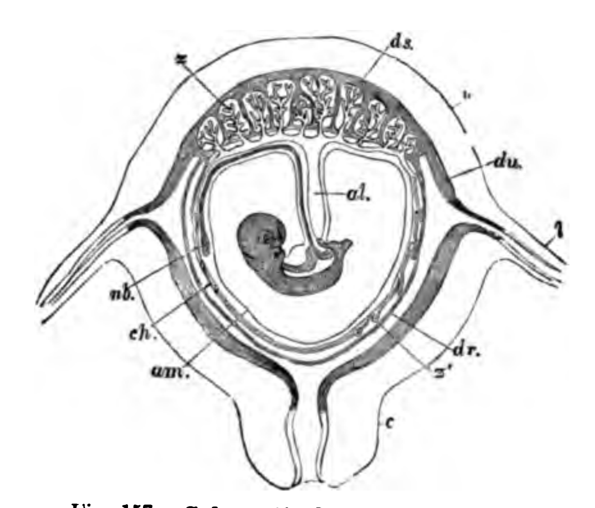


Fig. 157. **Schematischer Schnitt durch die schwangere menschliche Gebärmutter mit darin liegendem Embryo.** Nach LONGET (aus BALFOUR).
al Allantoisstiel, *nb* Nabelbläschen, *am* Amnion, *ch* Chorion, *ds* Decidua serotina, *du* Decidua vera, *dr* Decidua reflexa, *l* Eileiter, *c* Cervix uteri, *u* Uterus, *z* Zotten der Placenta foetalis, *z'* Zotten des Chorion laeve.

Ein zweites und in mancher Hinsicht auffälliges Ergebnis ist, dafs schon bei sehr jungen und kleinen Keimblasen, wie alle Befunde in übereinstimmender Weise lehren, ein wohlentwickeltes und zottenreiches Chorion angelegt ist. Die fast über die ganze Oberfläche des Eies verbreiteten Zotten erreichen eine Länge von 1 mm und stellen teils einfach cylindrische Erhebungen dar, teils sind sie schon mit seitlichen Ästen besetzt. Mit der Decidua sind sie an keiner Stelle Verwachsungen eingegangen. Wie das Chorion selbst, bestehen sie aus zwei Schichten, aus einer oberflächlichen, von der serösen Hülle abstammenden Epithellage, und aus einer Schicht von embryonalem Gallertgewebe, welches sich in die Achse der Zotten hinein erstreckt und schon hie und da auch Blutgefäfse zu führen scheint.

Leider haben wir durch Untersuchung dieser jüngsten aller menschlichen Keimblasen über die im Innern des Chorion gelegenen Gebilde, über die übrigen Eihäute und die Embryonalanlage selbst nichts oder

nur wenig erfahren. Denn ihr Inhalt ist meist pathologisch verändert oder zerfallen und zur Untersuchung ungeeignet. Erst von etwas älteren Keimblasen haben wir auch hierüber genaueren Aufschlufs erhalten. Zu unserer Darstellung im Lehrbuch wollen wir den von Coste nach vortrefflichen Abbildungen beschriebenen berühmt gewordenen menschlichen Embryo von 15—18 Tagen wählen (Fig. 158), obwohl seitdem noch etwas jüngere, gut erhaltene Embryonen, wie z. B. der von Graf Spee beschriebene (vergl. Fig. 120), aufgefunden und genau untersucht worden sind.

In Fig. 158 ist der Embryo mit seinen Eihüllen aus der Fruchtkapsel nach Spaltung der Decidua reflexa ganz herausgenommen. Die äufserste, an die D. reflexa angrenzende, aber mit ihr zu dieser Zeit nur lose verbundene fötale Eihaut, das Chorion, ist durch einen Kreuzschnitt geöffnet, und seine vier Lappen sind nach allen Seiten weit auseinandergeschlagen. Seine Aufsenfläche ist überall mit kleinen, dicht gedrängt nebeneinanderstehenden Zöttchen bedeckt, welche schon mehrfach Seitenästchen gebildet haben.



Fig. 158. **Menschlicher Embryo von 15 bis 18 Tagen in seinen Hüllen.** Nach Coste. Die äufsere Hülle, das Chorion, ist geöffnet und auseinandergeschlagen.

Das Chorion umschliefst zu dieser Zeit noch einen relativ ansehnlichen Hohlraum, das Keimblasencoelom (siehe S. 132, 145), welches vom Embryo mit seinem Amnion und Dottersack nur zum Teil ausgefüllt wird. Besonders zu beachten aber ist an unserem Präparat eine eigentümliche Verbindung, welche bei menschlichen Embryonen zwischen ihrem hinteren Ende und dem Chorion durch einen kurzen, dicken Strang, den Bauchstiel (His), in ganz charakteristischer Weise hergestellt wird.

Eine stärkere Vergröfserung des Embryo mit seinem Bauchstiel, der am Ansatz am Chorion abgetrennt ist, gibt Fig. 159. Das Nervenrohr ist geschlossen; der Leib ist deutlich segmentiert (*us*); der Kopf läfst die Visceralbögen (*vb*) erkennen; hinter ihnen liegt in der Halsgegend das Herz als ein *S*-förmig gewundener Schlauch; die Darmanlage ist zum allergröfsten Teil noch nicht zum Rohr geschlossen, sondern hängt noch in weiter Ausdehnung mit dem grofsen Dottersack (*ds*) zusammen, in dessen Wand sich mehrere Vasa omphalo-mesenterica ausbreiten.

Was endlich den Bauchstiel (*bst*) betrifft, so nimmt er ein

wenig vor dem Schwanzende (*sch*) von der Bauchseite seinen Ursprung. Er besteht einmal aus einem Strang von Gallertgewebe, welches von der Beckendarmhöhle ausgeht, zweitens aus einem kleinen Epithelkanal, der durch Ausstülpung des Darmdrüsenblattes entstanden ist und der allerdings viel gröſseren, blasenförmigen Allantois der Säugetiere entspricht, sowie drittens aus den Allantoisgefäſsen, die vom Embryo zum Chorion ihren Weg nehmen und sich an ihm mit vielen Ästchen ausbreiten. Endlich setzt sich auf den Bauchstiel auch noch das Amnion fort, welches sich nach hinten in einen feinen Zipfel (*am*[1]) verlängert und so unmittelbar bis an die Innenfläche des Chorion heranreicht.

Der Bauchstiel ist eine für den menschlichen Embryo eigentümliche Bildung, deren Entstehung, wie der Costesche Embryo zu lehren scheint, in erster Reihe mit einer etwas abweichenden Bildung des Amnion zusammenhängt. Aus dem Umstand, daſs es nach hinten zipfelförmig (Fig. 159 *am*[1]) ausgezogen ist und mit der Spitze bis an das Chorion heranreicht, geht hervor, daſs sein Verschluſs beim menschlichen Embryo ganz am hinteren Ende des Körpers stattfindet und daſs dabei gleichzeitig an der Verschluſsstelle sich eine Verbindung mit dem Chorion dauernd erhält.



Fig. 159. **Menschlicher Embryo der Fig. 158 von 15—18 Tagen, mit Dottersack, Amnion und Bauchstiel,** vom Chorion abgetrennt und etwas stärker vergröſsert. Nach Coste, aus His (Menschliche Embryonen).

His hat das untere Körperende gegen das Original etwas gedreht, um das in Costes Fig. 4 von links her dargestellte Körperende zur Anschauung zu bringen. Das Chorion ist abgetrennt bei *am*[1]. *am* Amnion, *am*[1] die in einen Zipfel verlängerte Ansatzstelle des Amnion an das Chorion, *bst* Bauchstiel, *Sch* Schwanzende, *us* Ursegmente, *dg* Dottergefäſse, *ds* Dottersack, *h* Herz, *vb* Visceralbogen.

In zweiter Reihe beteiligt sich an der Bildung des Bauchstiels die Allantois, deren etwas abweichende Entwicklung beim Menschen vielleicht mit der eben erwähnten Eigentümlichkeit in der Bildung des Amnion zusammenhängt. Während bei den Säugetieren die Allantois (Fig. 147 *al*) eine groſse, gestielte Blase darstellt, die aus dem Bauchnabel hervorwuchert, bis sie sich an die seröse Hülle (*sz*) anlegt und ihr nebst Bindegewebe die Nabelgefäſse zuführt, kommt es beim Menschen zu keiner Zeit zur Entwicklung einer frei aus der Leibeshöhle heraushängenden Allantoisblase; sie ist von Anfang an und später ein unscheinbares Gebilde, das in den Bauchstiel eingeschlossen ist. Denn der letztere besteht, wie Querdurchschnitte lehren: 1) aus der zipfelförmigen Verlängerung

des Amnion, 2) unterhalb derselben aus reichlich entwickeltem, embryonalem Bindegewebe, 3) aus der Allantoisanlage, die nur einen sehr engen, von Epithel ausgekleideten Gang darstellt, 4) aus den Nabelgefäfsen, von welchen die Arterien dem Allantoisgang dicht anliegen, während die Venen näher dem Amnion verlaufen.

Die Frage, wie diese Teile entstanden sind, können wir im Hinblick auf die bei anderen Säugetieren bekannt gewordenen Verhältnisse wohl dahin beantworten: Sehr frühzeitig, wenn der Enddarm sich eben anzulegen beginnt, entsteht an seiner ventralen Seite als Anlage der Allantois ein zellenreicher Höcker, der nur eine kleine Ausstülpung des Darmdrüsenblattes einschliefst. Der Allantoishöcker wächst aber nicht frei, wie bei den übrigen Säugetieren (Fig. 147 *al*), in die Leibeshöhle hinein, sondern wuchert an der ventralen Bauchwand und von ihrer Umschlagsstelle in das Amnion an der ventralen Wand des letzteren (Fig. 159 am^1) bis zur Anheftungsstelle am Chorion hin. Die Ausstülpung des Darmdrüsenblattes verlängert sich hierbei zum engen Allantoisgang; eine mächtige Bindegewebswucherung führt die Nabelgefäfse mit sich zum Chorion heran, breitet sich dann in der bekannten Weise an seiner Innenfläche aus und dringt in die Zotten der serösen Hülle hinein.

Es benutzt also die Allantois bei ihrer Entwicklung, anstatt frei an die seröse Hülle heranzuwachsen, die schon vorhandene Verbindung, welche zwischen ihr und dem Embryo durch das zipfelförmig verlängerte Amnion (am^1) hergestellt wird. Dieser Entwicklungsmodus aber läfst sich vielleicht daraus herleiten, dafs das hintere Ende des Embryo beim Menschen, wie die Fig. 158 und 159 zeigen, durch die Nahtstelle des Amnion dicht an der serösen Hülle fixiert ist, wodurch die Allantois bis zu dieser nur eine kurze Strecke zu wuchern hat.

Während die ersten Anfänge der menschlichen Entwicklung vielfach noch in Dunkel gehüllt sind, besitzen wir befriedigendere Einblicke in die Veränderungen, welche die embryonalen Hüllbildungen beim Menschen von der dritten Woche an erleiden. Wir betrachten der Reihe nach: 1) das Chorion, 2) das Amnion, 3) den Dottersack, alsdann 4) die von der Schleimhaut der Gebärmutter gelieferten Deciduae, endlich 5) den Mutterkuchen und 6) die Nabelschnur.

1. **Das Chorion** ist in den ersten Wochen der Schwangerschaft fast auf seiner ganzen Oberfläche mit Zotten bedeckt (Fig. 149^5 *chz*, S. 143 und Fig. 158) und mit Endästen der Nabelgefäfse versehen. Nachdem sein Wachstum eine Zeitlang gleichmäfsig fortgeschritten ist, beginnen vom Anfang des dritten Monats an sich Unterschiede auszubilden zwischen dem Teil, welcher der Uteruswand, die zur Decidua serotina wird, direkt anliegt, und zwischen dem übrigen gröfseren Teil, welcher von der Decidua reflexa umwachsen worden ist (Fig. 157). Während an diesem die Zotten (*z'*) in ihrem Wachstum einen Stillstand erfahren, nehmen sie an jenem aufserordentlich an Gröfse zu und gestalten sich zu langen und an ihrer Basis dicken, baumartig verzweigten Gebilden (*z*), die weit über die Oberfläche der sie tragenden Membran, zu Büscheln vereint, hervorspringen und in Gruben der mütterlichen Schleimhaut (*ds*) hineinwachsen. Man unterscheidet daher diesen Teil, mit dem wir uns bei Untersuchung der reifen Placenta noch genauer beschäftigen werden, als Chorion frondosum von dem übrigen Abschnitt, dem Chorion laeve

oder dem glatten Chorion. Der Ausdruck „glattes Chorion" ist, streng genommen, nicht ganz zutreffend. Von den anfangs überall entwickelten Zöttchen bleiben auch später einige auf dem Chorion laeve erhalten, namentlich in der Umgebung des Mutterkuchens. Sie wuchern in die Decidua reflexa hinein, eine feste Verbindung mit ihr bewerkstelligend (Fig. 157).

Gleichzeitig hat sich noch ein zweiter Gegensatz zwischen Chorion frondosum und Chorion laeve ausgebildet. Im Bereich des letzteren beginnen die von den Arteriae umbilicales abstammenden Blutgefäfse mehr und mehr zu verkümmern, während ersteres immer reicher mit Blutgefäfsen versorgt wird und schliefslich allein die Endausbreitung der Arteriae umbilicales trägt. So wird der eine Abschnitt gefäfsleer, der andere aufserordentlich gefäfsreich und Ernährungsorgan des Embryo.

In histologischer Hinsicht besteht das Chorion laeve, das bei Betrachtung von der Fläche dünn und durchscheinend ist, 1) aus einer Membran von Gallertgewebe, das sich später in fötales Bindegewebe umwandelt, und 2) aus einer Epitheldecke, welche mit der ursprünglichen serösen Hülle identisch ist.

2. **Das Amnion** (*am*) liegt gleich nach seiner Entstehung der Oberfläche des Embryo (Fig. 158, 159) dicht auf; der von ihm gebildete Sack dehnt sich aber bald, indem sich Liquor amnii in seiner Höhle ansammelt (Fig. 149[5]), in weit stärkerem Mafse aus als bei anderen Säugetieren und füllt schliefslich die ganze Eiblase aus, sich überall der Innenwand des Chorion (*ch*) dicht anschmiegend (Fig. 157). Seine Wand ist ziemlich dünn und durchscheinend und besteht wieder, wie das Chorion, aus einer Epithel- und einer Bindegewebsschicht. Das Epithel, aus dem äufseren Keimblatt hervorgegangen, kleidet die Amnionhöhle von innen aus und geht am Hautnabel in die Epidermis des Embryo über; an der Übergangsstelle ist es geschichtet, sonst eine einfache Lage von Pflasterzellen. Die Bindegewebsschicht ist dünn und hängt am Nabel mit der Lederhaut zusammen.

Das Amnion- oder Fruchtwasser ist schwach alkalisch und enthält etwa 1 % feste Bestandteile, unter welchen Eiweifs, Harnstoff und Traubenzucker gefunden werden. Seine Menge ist im sechsten Monat der Schwangerschaft am bedeutendsten und beträgt oft nicht weniger als 1 kg, hierauf nimmt es bis zur Geburt etwa um die Hälfte in demselben Mafse ab, als der Embryo durch ein stärkeres Wachstum mehr Raum für sich beansprucht. Unter abnormen Verhältnissen kann die Ausscheidung des Fruchtwassers eine noch bedeutendere werden und zu einer Art Wassersucht des Amnion oder zum Hydramnion führen.

3. **Der Dottersack** (das Nabelbläschen, Vesicula umbilicalis) schlägt beim Menschen eine entgegengesetzte Entwicklungsrichtung als das Amnion ein; während dieses sich immer mehr vergröfsert, schrumpft er zu einem der Beobachtung sich leicht entziehenden Gebilde zusammen. Bei den menschlichen Früchten der zweiten und dritten Woche (Fig. 158, 159) füllt er (*ds*) die Keimblase etwas mehr als zur Hälfte aus und ist von dem noch als Rinne vorhandenen Darm nicht abgegrenzt. An etwas älteren Embryonen (Fig. 160) ist er ein

ziemlich ansehnliches, ovales Bläschen, das durch einen kurzen, dicken Stiel oder Dottergang mit der Mitte der jetzt zum Rohr umgewandelten Darmanlage verbunden ist. Durch die Vasa omphalomesenterica wird er mit Blut versorgt. In der sechsten Woche (Fig. 156) ist der Dottergang oder Ductus omphaloentericus zu einem langen, dünnen Rohr ausgewachsen, welches früher oder später seinen Hohlraum verliert und sich zu einem soliden Epithelstrang umgestaltet. Ihm sitzt das kleine Nabelbläschen, welches von jetzt ab, zumal im Vergleich zu dem stark wachsenden Embryo, immer unscheinbarer wird, als eiförmiges Gebilde an (Fig. 157 *nb*). Da jetzt das Amnion infolge stärkerer Ansammlung von Flüssigkeit die ganze Keimblase ausfüllt (Fig. 157), hat es den Dottergang und den Allantoisstrang (*al*) gemeinsam eingehüllt und gleichsam mit einer Scheide (Amnionscheide) umgeben. Das so entstandene Gebilde, der Nabelstrang, Funiculus umbilicalis, stellt jetzt die einzige Verbindung dar zwischen

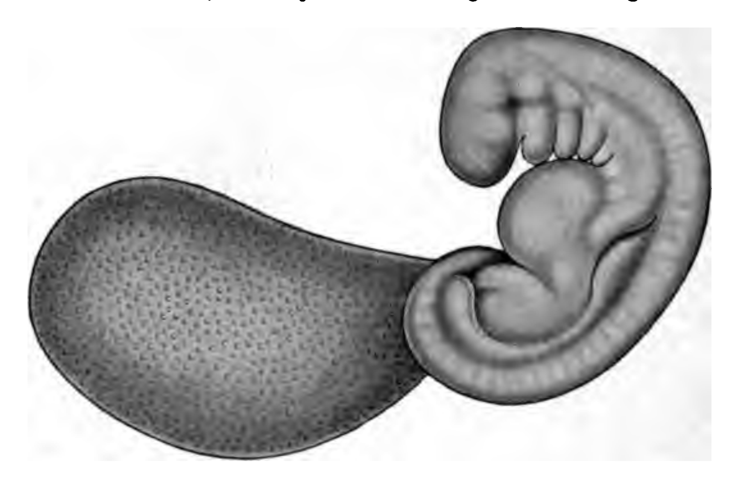


Fig. 160. **Menschlicher Embryo aus der vierten Woche.** Geschenk des Herrn Prof. Veit.

dem in der Amnionflüssigkeit frei schwimmenden Embryo und der Wand der Keimblase. Seine Anheftung an letzterer fällt stets zusammen mit der Stelle, an welcher sich der Mutterkuchen entwickelt.

Das Nabelbläschen ist durch die Vergröfserung des Amnion ganz an die Oberfläche der Keimblase gedrängt, wo es zwischen Amnion (*am*) und Chorion (*ch*) in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des Nabelstranges eingeschlossen ist. Hier erhält es sich bis zur Zeit der Geburt, wenn auch in einem ganz rudimentären Zustand und ist nur bei sorgsamer Untersuchung gewöhnlich mehrere Centimeter vom Rande der Placenta entfernt aufzufinden. Im längsten Durchmesser mifst es nur 3—10 mm.

4. **Die Deciduae** oder hinfälligen Eihäute nehmen ihre Entstehung aus der Schleimhaut der Gebärmutter, die ihre Struktur während der Schwangerschaft in einem sehr hohen Grade verändert.

Die normale, unveränderte Schleimhaut stellt eine etwa 1 mm dicke, weiche Schicht dar, welche der Muskulatur (*M*) der Gebär-

mutter, da hier eine Submucosa fehlt, unmittelbar und unverschiebbar aufsitzt (Fig. 161). Sie wird von zahlreichen tubulösen Uterindrüsen (Glandulae utriculares, *Gl.u*) durchsetzt, die mit kleinen Öffnungen an der Oberfläche beginnen und dicht beieinander in geschlängeltem Verlaufe bis zur Muskulatur (*M*) gerade herabziehen, um daselbst häufig dichotom geteilt zu enden. Schleimhaut und Drüsen werden von flimmernden Cylinderzellen ausgekleidet. Das die Drüsen trennende Bindegewebe ist aufserordentlich reich an Zellen, die teils spindelförmig, teils rundlich sind.

Vom Beginn der Schwangerschaft an erleidet die Schleimhaut sehr tief eingreifende Veränderungen, die jedes einzelne Gewebe betreffen und nach den Regionen, die schon früher als Decidua vera, D. reflexa und D. serotina unterschieden wurden, etwas verschieden ausfallen.

In dem Bereich der Decidua vera nimmt mit dem Beginn der Schwangerschaft die Schleimhaut an Dicke zu, bis sie 1 cm und darüber mifst, und zwar bis zu der Zeit, wo das wachsende Ei sich den Wandungen der Gebärmutter vollständig anlegt, also ungefähr bis zum Ende des fünften Monats. Von da an beginnt gewissermafsen ein zweites Stadium, in welchem sie sich wieder unter dem Druck der wachsenden Frucht verdünnt und schliefslich nur noch 1—2 mm dick ist. Hierbei verändern sich sowohl die Drüsen als auch das Drüsenzwischengewebe.

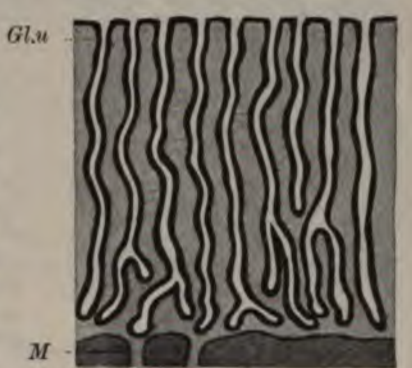
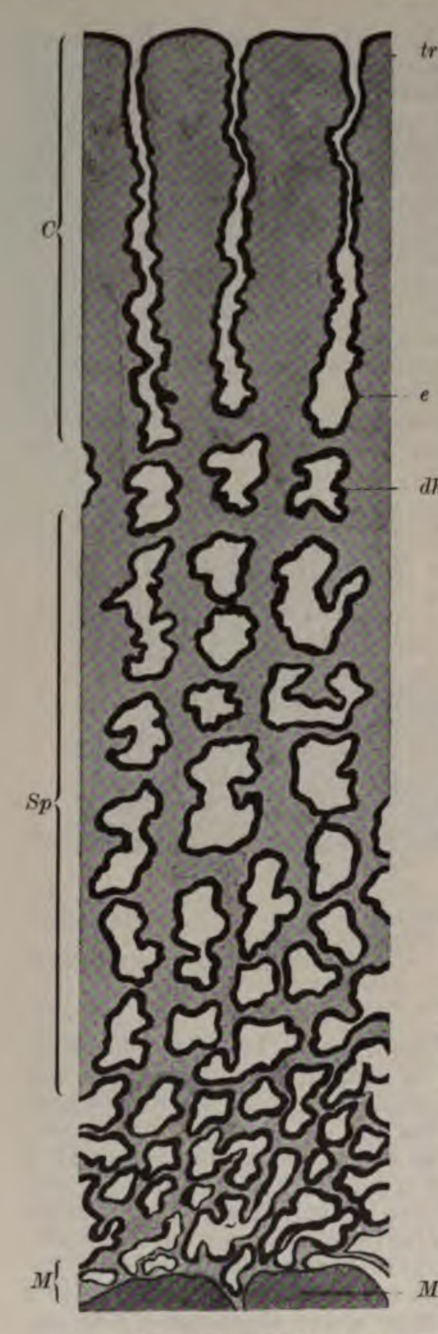


Fig. 161. **Querschnitt durch die Schleimhaut der Gebärmutter.** Nach Kundrat und Engelmann.
Gl.u Uterindrüsen, *M* Muskelschicht der Gebärmutter.

Im ersten Stadium vergröfsern sich die Uterindrüsen, die anfangs gleichmäfsig dicke Röhren sind, und weiten sich namentlich in ihrer mittleren und unteren Partie aus (Fig. 162); während sie nach ihrer Ausmündung zu geradgestreckt und mehr in die Länge gezogen sind, legen sie sich mehr nach abwärts in spirale Windungen, die mit Buchten und Aussackungen bedeckt werden. Auf einem Durchschnitt kann man daher jetzt zwei Schichten an der Decidua vera unterscheiden: 1) eine äufsere, kompaktere und zellenreichere Schicht (*C*), und 2) eine tiefere, ampulläre und spongiöse Schicht (*Sp*). In der kompakten Schicht sieht man die Drüsen als geradgestreckte, parallel verlaufende Kanäle. Infolge einer stärkeren Wucherung des Zwischengewebes sind sie weiter auseinandergerückt; an der Oberfläche beginnen sie mit erweiterten, trichterförmigen Grübchen (*tr*), daher die Oberfläche einer von der Muskulatur abgezogenen Schleimhaut wie siebförmig durchbrochen aussieht.

In der spongiösen Schicht (*Sp*) stöfst man auf zahlreiche, übereinander gelagerte, unregelmäfsige, buchtige Hohlräume (*dh*), deren Weite bis zur Mitte der Schwangerschaft beständig zunimmt und die schliefslich nur noch durch dünne Septen und Balken des



Grundgewebes getrennt sind. Das Bild erklärt sich aus dem Umstande, dafs die Drüsen sich in ihren mittleren Teilen stark geschlängelt und buchtig erweitert haben. Das flimmernde Cylinderepithel von der Schleimhaut der Gebärmutter schwindet nach und nach an der Oberfläche vollständig; auch in den Drüsen erleidet es tiefgreifende Veränderungen. In den ersten Monaten werden noch alle Hohlräume von ihm überzogen, was bei ihrer Vergröfserung eine lebhafte Zellvermehrung voraussetzt. Dabei gehen die ursprünglich langen Cylinderzellen teils in kleine, würfelförmige, teils in breite, platte Gebilde über; eine Ausnahme machen die an die Muskelhaut angrenzenden Drüsenabschnitte, in welchen die Zellen mehr oder minder bis zum Ende der Schwangerschaft ihre normale Gestalt bewahren und später zur Regeneration der Epitheldecke der Uterusschleimhaut dienen. Im vierten und fünften Monat findet man noch alle Hohlräume bis zu den Drüsenmündungen von einem schmalen Saume würfliger bis platter Epithelzellen ausgekleidet.

Im Zwischendrüsengewebe gehen gleichfalls im ersten Stadium lebhafte Wucherungsprozesse, namentlich in der oberen kompakten Schicht, vor sich. Es bilden sich in dieser 30—40 μ grofse, kugelige Gebilde, die von Friedländer Deciduazellen genannt worden sind (Fig. 163). Sie liegen an manchen Stellen so dicht beieinander, dafs sie infolgedessen und wegen ihrer Form einem Epithel sehr ähnlich aussehen. In der spongiösen Schicht finden sie sich gleichfalls, werden aber in den Balken und Septen mehr längsgestreckt und spindelig.

Fig. 162. **Querschnitt durch die Schleimhaut einer Gebärmutter am Beginn der Schwangerschaft.** Nach Kundrat und Engelmann.

C Kompakte Schicht, *Sp* spongiöse Schicht, *M* Muskulatur der Gebärmutter, *tr* trichterförmige Ausmündung der Uterindrüsen, *e* erweiterte Stelle, *dh* durch Schlängelung und Ausbuchtung der wuchernden Drüsen entstandene Ampulle.

Im zweiten Stadium, in welchem die Decidua vera vom sechsten Monat ab erheblich dünner wird und durch den Druck der wachsenden Frucht von 1 cm bis zu 2 mm Durchmesser allmählich abnimmt, gehen in den einzelnen oben angeführten Teilen mancherlei Rückbildungsprozesse vor sich. Die Drüsenmündungen, welche die siebförmige Beschaffenheit der Innenfläche der Decidua bedingten, werden immer schwerer zu erkennen und verstreichen schliefslich vollständig. Die innere kompakte Schicht nimmt eine gleichmäfsige, dichte, lamellöse Beschaffenheit an, da durch den Druck die in ihr gelegenen Drüsenhohlräume vollständig zusammengepresst werden und dann unter Schwund ihres Epithels verlöthen. In der spongiösen Schicht bleiben die Drüsenhohlräume erhalten, werden aber infolge des Druckes in Spalträume umgewandelt, die zur Wand der Gebärmutter parallel gestellt und durch Scheidewände getrennt sind, die im Verhältnis zu früheren Monaten der Schwangerschaft sich noch sehr verschmächtigt haben. Die an die kompakte Schicht angrenzenden Drüsenräume haben ihr Epithel verloren oder zeigen Zellentrümmer und eine von feinen Körnchen durchsetzte, schleimige Masse; nach der Muskulatur der Gebärmutter zu besitzen sie dagegen noch ein gut erhaltenes, kurzcylindrisches bis würfelförmiges Epithel.



Fig. 163. **Deciduazellen aus der Decidua vera des Menschen im zweiten Monat.** Schnittpräparat nach H. Strahl.

Die Decidua reflexa bietet in ihrem Bau grofse Übereinstimmung mit der Decidua vera dar.

Nach Untersuchungen von Sedgwick Minot beginnt sie schon vom zweiten Monat an infolge einer hyalinen Degeneration zu zerfallen. Der Zerfall ist im dritten Monat beträchtlich fortgeschritten und führt im sechsten und siebenten Monat zu einem vollständigen Schwund durch Resorption.

Der dritte Abschnitt der Uterusschleimhaut oder die Decidua serotina erfährt mit ihren Drüsen in den ersten Monaten der Schwangerschaft ähnliche Veränderungen wie die D. vera. Durch innige Vereinigung mit dem Chorion frondosum wandelt sie sich zu einem Ernährungsorgan für den Embryo, zu dem Mutterkuchen oder der Placenta, um. —

In das Verhalten der Fruchtblase zu der Wandung der Gebärmutter gibt einen lehrreichen Einblick Fig. 164, ein Durchschnitt durch die menschliche Gebärmutter im fünften Monat der Schwangerschaft nach Strahl. Die Figur zeigt, wie jetzt schon der Amnionsack sich so stark ausgedehnt hat, dafs er das Keimblasencoelom ganz verdrängt hat, überall dem Chorion dicht anliegt und auch die schon länger gewordene Nabelschnur einscheidet, wie ferner Chorion, Decidua reflexa und vera überall ohne trennenden Spalt aneinandergrenzen und so gewissermafsen eine Membran bilden, wie endlich

ein Abschnitt der Gebärmutterschleimhaut mit dem angrenzenden Chorion zum Placentarbezirk umgewandelt ist.

5. **Die Placenta** ist ein sehr blutgefäfsreiches, sich schwammig oder teigig anfühlendes, scheibenförmiges Gebilde, das auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung 15—20 cm im Durchmesser mifst, 3—4 cm dick ist und etwas mehr als 500 g wiegt. Ihre, dem Embryo zugekehrte Fläche ist konkav (Fig. 157) und, da sie einen Überzug vom Amnion (*am*) besitzt, vollkommen glatt; dagegen ist die der Uteruswand konvex aufsitzende Fläche nach ihrer Ablösung bei der Geburt uneben und wird durch tiefe Furchen in einzelne Lappen oder Kotyledonen zerlegt (Fig. 165).



Fig. 164. Sagittalschnitt durch einen Uterus gravidus vom Menschen aus dem fünften Monat. Verkleinert. Nach Strahl. *P* Placenta.

Der normale Sitz der Placenta ist in der Mehrzahl der Fälle am Grunde der Gebärmutter (am Fundus uteri), wo sie bald mehr nach der linken, bald mehr nach der rechten Seite zu entwickelt ist. Infolgedessen kann durch sie entweder die eine oder die andere Ausmündung des Eileiters zugedeckt und verschlossen werden. (Vergl. Fig. 155.) In selteneren Fällen ist die Placenta, anstatt am Grunde, weiter nach abwärts nach dem inneren Muttermund zu mit der Wand der Gebärmutter verbunden. Es rührt dies daher, dafs das befruchtete Ei, wenn es aus dem Eileiter in die Gebärmutterhöhle gelangt, infolge abnormer Verhältnisse weiter nach abwärts herabsinkt, anstatt sich gleich an der Schleimhaut festzusetzen. Zuweilen findet die Anheftung erst ganz unten in unmittelbarer Nähe des inneren Muttermundes statt, den später die Placenta teilweise oder ganz verschliefst. Diese Anomalie ist als Placenta praevia (lateralis oder centralis)

bekannt und stellt ein gefährliches Vorkommnis dar, weil der regelrechte Verlauf der Geburt gestört wird.

Bei der Untersuchung der feineren Struktur der Placenta, die auf gröfsere Schwierigkeiten stöfst, da sie ein sehr weiches und von zahlreichen, weiten Bluträumen durchsetztes Organ ist, gehen wir am besten von ihrer Zusammensetzung aus zwei Teilen aus, aus einem Teil (Placenta foetalis), der von seiten des Embryo, und einem anderen Teil (Pl. uterina), der von seiten der Mutter geliefert wird.

Die Placenta foetalis ist der mit verzweigten Zotten reich bedeckte Teil des Chorion (Chorion frondosum) (Fig. 166 *Ch*). Die Zotten (*z*) erheben sich, zu gröfseren Büscheln oder Kotyledonen vereint, von der derben Membrana chorii (*m*); sie bestehen 1) aus

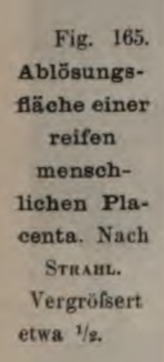




Fig. 165. **Ablösungsfläche einer reifen menschlichen Placenta.** Nach STRAHL. Vergröfsert etwa 1/2.

gröfseren Hauptstämmen (*Z*), die in gerader Richtung von der Membrana chorii ausgehen und sich mit ihren Enden (h^1) in die gegenüberliegende Placenta uterina einsenken und fest verbinden, und 2) aus zahlreichen, unter rechtem oder spitzem Winkel nach allen Seiten entspringenden Nebenästen (*f*), die ihrerseits wieder mit feinen Zweigen bedeckt sind. Auch von diesen ist ein kleiner Teil (h^2) mit seinen Enden mit dem Gewebe der Placenta uterina verwachsen (LANGHANS), so dafs eine Trennung des kindlichen und des mütterlichen Anteils nur durch gewaltsame Zerreifsung bewerkstelligt werden kann. Daher hat KÖLLIKER in passender Weise die Verzweigungen der Chorionzotten in Haftwurzeln (h^1, h^2) und in freie Ausläufer (*f*) unterschieden.

Zu jedem Chorionbäumchen begibt sich von den in der Membrana chorii verlaufenden Teilästen der Nabelarterie (Art. umbilicalis) ein Gefäfs, das sich, der Verzweigung des Bäumchens entsprechend, in feinere Äste auflöst; die aus diesen hervorgehenden Kapillarnetze

sind ganz oberflächlich unter dem Zottenepithel gelegen. Aus ihnen sammelt sich das Blut in abführende Gefäfse, die sich zu einem aus dem Chorionbäumchen wieder austretenden, einfachen Hauptstamm verbinden. Somit ist das Gefäfssystem der Placenta foetalis ein vollkommen abgeschlossenes. Eine direkte Vermischung von kindlichem und mütterlichem Blut kann in keiner Weise stattfinden; dagegen ist die Vorbedingung zu einem leichten Austausch flüssiger und gasförmiger Blutbestandteile durch die ganz oberflächliche Lage der dünnwandigen und sehr weiten Kapillaren gegeben.

Über das Epithel der Membrana chorii und der Zotten stimmen alle neueren Beobachter darin überein, dafs man an ihm zwei Schichten mit Deutlichkeit unterscheiden kann (Fig. 167): 1) eine der Zottengallerte und der bindegewebigen Membrana chorii

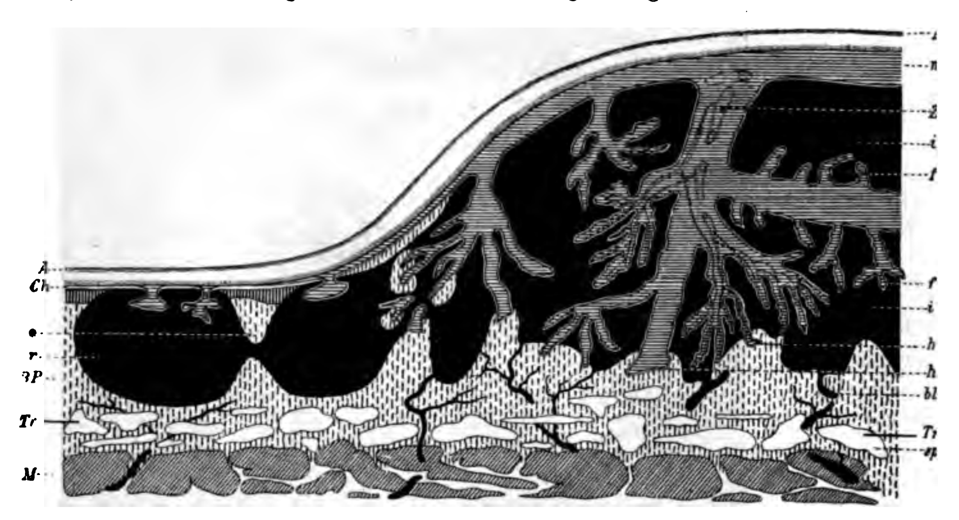


Fig. 166. Schematischer Querschnitt durch die menschliche Placenta aus der Mitte des fünften Monats. Nach LEOPOLD.

Auf die Muskulatur der Gebärmutter (*M*) folgt die spongiöse Schicht der Decidua serotina (*sp*), in welcher bei der Geburt die Abtrennung der Placenta an der mit zwei Strichen bezeichneten Trennungslinie vor sich geht; daran schliefst sich die kompakte Schicht, welche als Placenta uterina bei der Geburt abgestofsen wird. Sie besteht aus der Basalplatte (WINKLER) *Bp*, * Schlufsplatte, *i* intervillösen Bluträumen, *bl* den zuführenden Arterien, *r* dem Randsinus. In die Placenta uterina ist die Placenta foetalis hineingewachsen, bestehend aus der Membrana chorii (*m*) und den von ihr ausgehenden Zotten (*Z*), an denen man die Haftwurzeln (h^1, h^2) und die freien Ausläufer (*f*) unterscheidet. Das Chorion ist nach innen noch vom Amnion (*A*) überzogen.

unmittelbar aufliegende Zellenschicht (LANGHANS), in welcher sich einzelne Zellindividuen abgrenzen lassen, und welche wir kurzweg und ausschliefslich als das Chorion- und Zottenepithel (*che*) bezeichnen wollen, und 2) eine vielkernige, protoplasmatische Schicht (*sy*). In dieser sind getrennte Zellen auf keine Weise zur Anschauung zu bringen. Es kann daher als das Chorion- und Zottensyncytium (*sy*) vom Zottenepithel unterschieden werden. Es hat die Neigung, sich in Osmiumsäure und Farbstoffen intensiver als das Epithel zu färben. In ihm finden sich kleinere und stärker granulierte Kerne als im Epithel, ferner aber auch Vakuolen. In allen diesen

Eigenschaften gleicht das Zottensyncytium aufserordentlich der vielkernigen Protoplasmaschicht, in welche bei manchen Säugetieren sich das Epithel der Gebärmutterschleimhaut umwandelt, wenn sich ihm die Keimblase anlagert und dabei das Chorion fest und dauernd mit ihm verlöthet (STRAHL, LÜSEBRINK, SELENKA etc.). Beide Epithelschichten setzen sich beim Menschen wie bei Säugetieren ziemlich scharf gegeneinander ab.

Schon bei vier Wochen alten menschlichen Eiern ist der doppelschichtige Überzug des Chorion und seiner Zotten deutlich vorhanden. In späteren Monaten erfährt er bemerkenswerte Veränderungen, die in den einzelnen Bezirken, an der Basalplatte des Chorion frondosum, am Chorion laeve und an den Zotten verschieden ausfallen. Was zuerst die tiefere Schicht oder das Chorionepithel betrifft, so verdickt es sich im Bereich der Basalplatte des Chorion frondosum zu einzelnen, unregelmäfsigen Herden, während es dazwischen zu einer einfachen Zellenlage verdünnt ist. „An den Zotten wird die Epithelschicht nach dem ersten Monat immer unansehnlicher und ist nach dem vierten Monat nur noch an wenigen isolierten Herden, den von LANGHANS und KASTSCHENKO sorgfältig beschrienenen Zellknoten, vorhanden“ (MINOT). Am Chorion laeve endlich bleibt es in ganzer Ausdehnung und in einer Dicke von 2–3 Zellenlagen erhalten. Die äufsere Schicht oder das Chorionsyncytium steht in seiner Ausbreitung zum Epithel meist in einem Gegensatz. Wo dieses am besten entwickelt ist, wird es rückgebildet, und umgekehrt. So fehlt im Bereich des Chorion laeve vom siebenten Monat an jede Spur von einem Syncytium, an den Zotten dagegen bildet es einen kontinuierlichen Überzug, in welchem sich hier und da besondere Verdickungen, die sogenannten Proliferationsinseln, ausbilden. An vielen Stellen ist es einer merkwürdigen Metamorphose unterworfen; es wandelt sich in eine hyaline, eigentümlich glänzende Substanz um, die von zahlreichen Spalten und Lücken durchsetzt wird und daher von LANGHANS den Namen „kanalisiertes Fibrin“ erhalten hat. Seine Menge nimmt mit dem Alter der Placenta zu.

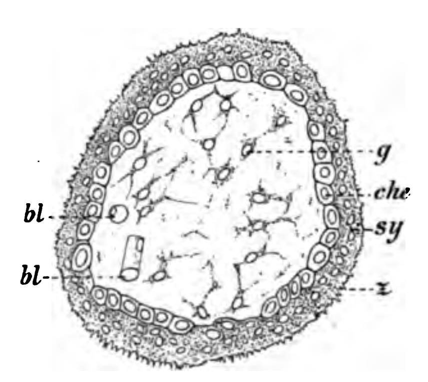


Fig. 167. **Querschnitt durch eine Chorionzotte des in Fig. 160 abgebildeten menschlichen Embryo.**

g Gallertgewebe, *che* Chorionepithel, *sy* Syncytium, *z* Zäckchen an der Oberfläche des Syncytium, *bl* Blutgefäfskapillaren.

Lagen kanalisierten Fibrins, dessen Entstehung übrigens von manchen Autoren auf einen Niederschlag von Fibrin aus der Blutbahn der intervillösen Räume zurückgeführt wird, finden sich sowohl an der Oberfläche der Zotten als auch an der Basalplatte des Chorion frondosum. Eine Vorstellung von der eigentümlichen Bildung gibt die Fig. 168, welche der Entwicklungsgeschichte von SEDG. MINOT entnommen ist. —

Der zweite Hauptbestandteil des Mutterkuchens, die Placenta uterina, entwickelt sich aus dem als Decidua serotina unterschiedenen Teil der Uterusschleimhaut. Sie löst sich bei der Geburt, wie der ent-

sprechende Teil der Decidua vera, von der Innenfläche der Gebärmutter an der in Fig. 166 angegebenen Trennungslinie ab, indem die dünnen Bindegewebssepten der unter ihr gelegenen, spongiösen Schicht einreifsen. Sie bildet alsdann eine dünne Membran von nur 0,5—1 mm Dicke, die Basalplatte WINKLERS (Fig. 166 *BP*), und stellt einen vollständigen Überzug über der Placenta foetalis her, welche durch sie unseren Blicken bei der Lösung der Eihäute entzogen wird. Am Rande geht sie unmittelbar in die Dec. vera und reflexa über.

Ihre der Gebärmutter zugewandte Fläche wird durch tiefe Furchen (Fig. 165) in einzelne Abteilungen zerlegt. Den Furchen ent-

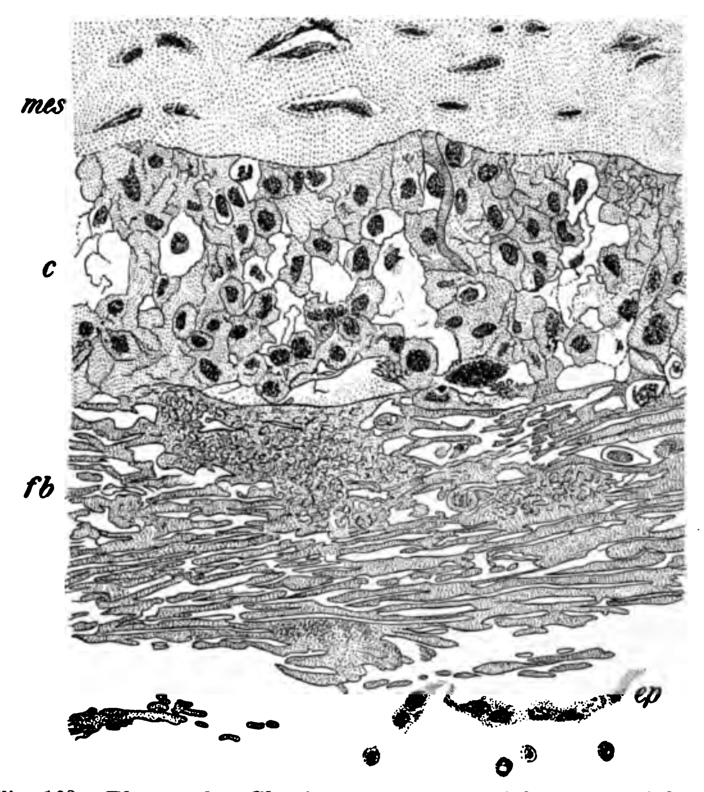


Fig. 168. **Placentales Chorion von einem siebenmonatlichen Fötus.** Querschnitt durch das Ektoderm und den angrenzenden Teil des Stroma. Vergr. 445 mal. Nach SEDG. MINOT.

mes Mesodermales Stroma, *c* Zellenschicht, *fb* Fibrinschicht, *ep* Reste des Epithels.

sprechend nehmen von der entgegengesetzten Fläche der Membran stärkere und schwächere bindegewebige Scheidewände, die Septa placentae (Fig. 157, S. 153), ihren Ursprung und dringen zwischen die Chorionbäumchen (Fig. 157 *z*) hinein; sie vereinigen immer eine kleine Anzahl derselben zu einem Büschel oder einem Kotyledon. Denken wir uns die Kotyledonen vollständig herausgelöst, so würde an der Placenta uterina eine ihnen entsprechende Anzahl von unregelmäfsigen Fächern entstehen. Dieselben sind noch durch feinere, von der Membran und den Septen ausgehende Bindegewebswucherungen

in kleinere und weniger tiefe Abteilungen zerlegt. Die Septen reichen in der Mitte der Placenta mit ihrem Rande nicht bis zum Ursprung der Zottenbäumchen heran, wohl aber ist dies in einem schmalen, peripheren Bezirk der Fall, wo sie unmittelbar an die Membrana chorii (Fig. 166 *m*) anstofsen und sich unter ihr zu einer dünnen und fest anliegenden, von den Ursprüngen der Zotten durchbohrten Membran verbinden, der Schlufsplatte * (Winkler), [Decidua placentalis subchorialis (Kölliker), subchorialer Schlufsring (Waldeyer)].

Das bindegewebige Gerüst der Placenta uterina besitzt im allgemeinen die Eigenschaften der kompakten, zellenreichen Schicht der Decidua vera und reflexa, zeigt aber eine Verschiedenheit in dem Auftreten einer ganz besonderen Zellenform, der sogenannten Riesenzellen. Es sind dies grofse, graugelb erscheinende Protoplasmaschollen mit 10—40 Kernen, die im fünften Monat sich zu entwickeln beginnen und in der Nachgeburt in grofsen Mengen gefunden werden; teils liegen sie hier in der Basalplatte, teils in den Septen, gewöhnlich in unmittelbarer Nachbarschaft der grofsen Gefäfse; sie kommen aber auch vereinzelt in der spongiösen Schicht der Decidua serotina und selbst zwischen den angrenzenden Muskelbündeln der Gebärmutter vor.

Die gröfsten Schwierigkeiten bei der Untersuchung der Placenta uterina bereiten ihre Blutbahnen. Zahlreiche Arterienstämme (Fig. 166 *bl*) treten durch die Muskelhaut der Gebärmutter hindurch und gelangen durch die spongiöse Schicht in die Basalplatte der Placenta uterina, wo sie ihre Muskelschicht verlieren und, nur noch von Endothel ausgekleidete, weite Röhren darstellen. Aus der Basalplatte dringen sie, spirale Windungen beschreibend, in die Septa placentae ein. Von hier lassen sie sich als geschlossene Gefäfse nicht weiter verfolgen; ein Übergang in Capillaren findet an keiner Stelle statt. Dagegen läfst sich der Nachweis führen, dafs sie durch Öffnungen in den Septen ihr Blut in ein Lückensystem zwischen den Chorionbäumchen oder in die intervillösen oder intraplacentalen Räume (*i*) ergiefsen. Letztere werden begrenzt auf der einen Seite von der Membrana chorii (*m*) mit ihren Zotten (*z*), auf der anderen Seite von der Basalplatte mit ihren Septen. Die intervillösen Räume werden zusammen auch als der Placentarraum bezeichnet.

Aus dem Placentarraum wird das Blut in weite Venenstämme aufgenommen, die ebenfalls nichts anderes als nur von Endothel ausgekleidete Röhren sind. Dieselben sind zu einem Netzwerk in der Basalplatte der Placenta uterina, besonders in der Mitte eines Kotyledon, ausgebreitet und besitzen hier ebenfalls direkt in die intervillösen Räume führende Öffnungen. Am Rande der Placenta hängen sie untereinander zusammen und erzeugen dadurch den Randsinus (Fig. 166 *) oder den ringförmigen Sinus der Placenta. Derselbe darf jedoch nicht als ein gleichförmig weites Gefäfs, sondern mufs als ein System verbundener, unregelmäfsiger Hohlräume aufgefafst werden.

Vermöge der beschriebenen Einrichtung werden die Chorionzotten direkt vom mütterlichen Blut umspült. Dabei ist die Blutbewegung, wie sich aus dem Vorgetragenen schon ersehen läfst, infolge der beträchtlichen Erweiterung der Blutbahn eine verlangsamte und eine unregelmäfsige, entsprechend der Gestaltung der intervillösen Räume. Im allgemeinen stellt, wie Bumm hervorhebt, jeder Kotyledon ein be-

sonderes Strömungsgebiet des mütterlichen Blutes dar. So viele Kotyledonen die geborene Placenta zeigt, so viele Strömungsgebiete sind vorhanden. Nur nach unten gegen die Membran des Chorion zu hängen die Strömungsgebiete der einzelnen Kotyledonen miteinander zusammen.

In der feineren Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Placenta sind es besonders zwei Fragen, über welche seit Jahrzehnten bis in die neueste Zeit die Ansichten der Forscher weit auseinandergehen. Die eine Frage betrifft die Entstehung des Chorion- und Zottensyncytiums, ob es kindlichen oder mütterlichen Ursprungs, d. h. ein Umwandlungsprodukt des Chorion- und Zottenepithels oder des Epithels der Uterusschleimhaut, ist. Die andere Frage betrifft die Herkunft der intervillösen Räume, die von manchen Forschern als die sehr stark zu Kavernen ausgeweiteten Kapillaren der mütterlichen Schleimhaut, von anderen als ein Spaltraum aufgefafst werden, welcher bei der Aneinanderlagerung von Chorion und Decidua serotina gleich anfangs entsteht und später durch Blut von eröffneten Gefäfsen erfüllt wird. Näheres über diese Streitfragen findet der Leser in HERTWIGS Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, VII. Aufl. 1902, S. 315—321, und in dem Artikel STRAHLS, Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta, im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, Bd. I, 1902.

6. Die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) stellt die Verbindung zwischen dem Mutterkuchen und dem embryonalen Körper her (Fig. 157). Sie ist ein Strang, etwa so dick wie der kleine Finger (11—13 mm), und erreicht die beträchtliche Länge von 50—60 cm. Fast immer zeigt sie eine sehr ausgeprägte spirale Drehung, die, vom Embryo aus gerechnet, in der Regel von links nach rechts verläuft. Häufig sind knotenartige Verdickungen der Nabelschnur, die eine doppelte Ursache haben können. Meist beruhen sie auf einer hier und da stärker erfolgten Entwicklung der gallertigen Grundsubstanz (falsche Knoten). Seltener sind sie durch eine Verschlingung der Schnur in der Weise entstanden, dafs der Embryo bei seinen Bewegungen, die er im Fruchtwasser ausführt, durch Zufall durch eine Schlinge der Schnur hindurchschlüpft und sie zu einem Knoten allmählich zuzieht (wahre Knoten).

Die Anheftung der Nabelschnur am Mutterkuchen erfolgt gewöhnsich in seiner Mitte oder in der Nähe der Mitte (Insertio centralis). Doch sind Ausnahmen von der Regel nichts Seltenes. So unterscheidet man noch eine Insertio marginalis und eine Insertio velamentosa. Im ersten Falle verbindet sich die Nabelschnur mit dem Rande des Mutterkuchens; im zweiten Falle heftet sie sich in geringerer oder gröfserer Entfernung von seinem Rande an die Eihäute selbst an und sendet von da die sich ausbreitenden, starken Verzweigungen ihrer Gefäfse nach der Placentarstelle hin.

Eine genauere Beschreibung ihres feineren Baues will ich nur vom Ende der Schwangerschaft geben und hierbei folgende Teile näher in das Auge fassen: 1) die WHARTONsche Sulze, 2) die Nabelgefäfse, 3) die Reste der Allantois, des Dotterganges, der Vasa omphalomesenterica, 4) die Amnionscheide.

1) Die WHARTONsche Sulze ist ein Gallert- oder Schleimgewebe, in welches die übrigen Teile eingebettet sind. Ihre histologischen

Eigenschaften verändern sich mit dem Alter des Embryo, indem später reichliche Fasern in der gallertigen Grundsubstanz auftreten.

2) Die Nabelgefäfse bestehen aus zwei starken Arterien (Art. umbilicales), welche das Blut vom Embryo in den Mutterkuchen führen, und aus einer weiten Vena umbilicalis, in welcher das Blut wieder zum Embryo, nachdem es den Placentarkreislauf durchgemacht hat, zurückfliefst. Die beiden Arterien sind in Spiraltouren, wie die Nabelschnur selbst, aufgewunden und untereinander durch eine Queranastomose nahe an ihrem Eintritt in den Mutterkuchen verbunden. Sie sind sehr kontraktil und zeigen eine dicke, aus Quer- und Längsfasern zusammengesetzte Muskelhaut (Tunica muscularis).

3) Der Allantoiskanal und der Dottergang, welche in den ersten Monaten der Schwangerschaft wesentliche Bestandteile der Nabelschnur sind, bilden sich später zurück und sind am Ende des embryonalen Lebens nur noch in unbedeutenden Resten vorhanden. Die Kanäle verlieren ihr Lumen; es entstehen in der WHARTONschen Sulze solide Stränge von Epithelzellen; schliefslich schwinden dieselben auch noch zum Teil, so dafs nur hier und da sich Züge und Nester von Epithelzellen erhalten haben. Die Dottergefäfse (Vasa omphalo-mesenterica), welche am Anfang der Entwicklung eine Rolle spielen, werden bald unansehnlich und treten hinter den mehr und mehr sich vergröfsernden Nabelgefäfsen zurück. In der reifen Nabelschnur sind sie sehr selten nachzuweisen (AHLFELD); gewöhnlich sind sie vollständig rückgebildet.

4) Am Anfang der Entwicklung bildet das Amnion um den Allantoiskanal und Dottergang eine Scheide, die sich abtrennen läfst. Später ist die Scheide mit der WHARTONschen Sulze fest verschmolzen, die Ansatzstelle am Nabel ausgenommen, an welcher sie sich eine kurze Strecke weit als besonderes Häutchen abziehen läfst.

Verhalten der Eihäute während und nach der Geburt.

Zum Schlufs der Besprechung der Eihäute mögen schliefslich noch einige Bemerkungen über ihr weiteres Schicksal bei der Geburt einen Platz finden.

Am Ende der Schwangerschaft, mit Beginn der Wehen, erhalten die Eihüllen, welche um den Embryo eine mit Fruchtwasser gefüllte Blase herstellen, einen Rifs, sowie die Zusammenziehungen der Muskulatur der Gebärmutter eine gewisse Stärke erreicht haben. Der Rifs entsteht gewöhnlich an der Stelle, wo die Blasenwand durch den Muttermund nach aufsen hervorgeprefst wird (Blasensprung). Infolgedessen fliefst jetzt das Fruchtwasser ab.

Unter weiterem und verstärktem Fortgang der Wehen wird hierauf das Kind durch den Rifs der Eihüllen hindurch aus der Gebärmutter ausgetrieben: es wird geboren, während Mutterkuchen und Eihüllen meist noch kurze Zeit in der Uterushöhle zurückbleiben. Gleich nach der Geburt mufs die Verbindung zwischen Kind und Eihüllen künstlich getrennt werden, indem die Nabelschnur in einiger Entfernung vom Nabel unterbunden und abgeschnitten wird.

Schliefslich lösen sich auch noch die Eihüllen mit der Placenta von der Innenfläche der Gebärmutter ab und werden durch erneute Wehen als Nachgeburt nach aufsen entleert. Die Ablösung findet in der spongiösen Schicht der Decidua vera und Decidua serotina statt.

Die Nachgeburt setzt sich sowohl aus den kindlichen als auch aus den mütterlichen Eihäuten zusammen, die untereinander ziemlich fest verwachsen sind: 1) aus dem Amnion, 2) dem Chorion, 3) der Decidua reflexa, 4) der Decidua vera, 5) dem Mutterkuchen (Placenta uterina und Placenta foetalis). Trotz der Verwachsung ist eine teilweise Loslösung der einzelnen Häute voneinander noch möglich.

Nach der Geburt stellt die Innenfläche der Gebärmutter eine einzige grofse Wundfläche dar, da zahlreiche Blutgefäfse bei der Ablösung der Placenta und der Deciduae zerrissen worden sind. Auch in den ersten Tagen des Wochenbettes stofsen sich noch von ihr Fetzen der bei der Geburt zurückgebliebenen, spongiösen Schicht der Decidua vera und D. serotina ab. Nur die tiefste Lage der Schleimhaut erhält sich unmittelbar auf der Muskulatur der Gebärmutter. Sie besitzt noch Reste des cylindrischen Epithels der Uterindrüsen, wie schon früher hervorgehoben wurde. Im Laufe mehrerer Wochen wandelt sie sich unter lebhaften Wucherungsprozessen in eine normale Schleimhaut wieder um, wobei wahrscheinlich das Epithel ihrer Oberfläche aus den erhalten gebliebenen Resten des Drüsenepithels seinen Ursprung nimmt.

Repetitorium zu Kapitel VIII.

1. Die Eihäute der Säugetiere.

1) Bei den Säugetieren entwickelt sich in ähnlicher Weise wie bei den Reptilien und Vögeln ein Dottersack, ein Amnion, eine seröse Hülle, eine Allantois.

2) Mit Ausnahme der Monotremen und Beuteltiere bildet sich die seröse Hülle zu einem Chorion um, indem sie Zotten nach aufsen hervortreibt, und indem die mit den Nabelgefäfsen versorgte Bindegewebsschicht der Allantois sich an ihrer Innenfläche ausbreitet und in die Zotten eindringt.

3) Bei einem Teil der Säugetiere wandeln sich einzelne Stellen der serösen Hülle, an welchen die Zotten mächtiger wuchern, Seitenäste treiben und sich in entsprechende Gruben der Schleimhaut der Gebärmutter einsenken, zu einer Placenta oder einem Mutterkuchen um (Kotyledonen genannt, wenn ihrer viele an einem Chorion entstanden sind).

4) Am Mutterkuchen unterscheidet man:
   a) eine Placenta foetalis, d. h. den Teil des Chorion, der die Zottenbüschel entwickelt hat;
   b) eine Placenta uterina, d. h. den Teil der Schleimhaut der Gebärmutter, der gewuchert und mit Vertiefungen zur Aufnahme der Placenta foetalis versehen ist.

5) Fötaler und mütterlicher Teil des Mutterkuchens können sich untereinander fester verbinden, was zur Folge hat, dafs bei der Geburt auch eine gröfsere oder kleinere Strecke von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestofsen und als hinfällige Haut oder Decidua bezeichnet wird.

6) Auf Grund der Beschaffenheit der Eihüllen läfst sich folgende Einteilung der Wirbeltiere aufstellen:

I. Anamnia, Amnionlose,
(Amphioxus, Cyklostomen, Fische, Amphibien.)

II. Amnioten, Amniontiere (mit Dottersack, Amnion, seröser Hülle, Allantois).

A. Sauropsiden. Eierlegende Amniontiere.
Reptilien und Vögel.

B. Säugetiere. Die Eier entwickeln sich bei allen mit Ausnahme der Monotremen in der Gebärmutter.

a) Achoria. Die seröse Hülle entwickelt keine oder nur wenige Zotten.
Monotremen. Beuteltiere.

b) Choriata. Die seröse Hülle wird zur Zottenhaut (Chorion).

Mammalia non deciduata:

1) Mit gleichmäfsig zerstreuten Zotten.
Perissodactyla, Suidae, Hippopotamidae, Tylopoda, Tragulidae, Cetacea etc.

2) Placentalia. Die seröse Hülle ist streckenweise zu einem Mutterkuchen umgebildet.

α) Zahlreiche Kotyledonen. — Semiplacenta (Strahl).
Ruminantia (Wiederkäuer).

Mammalia deciduata:

β) Placenta zonaria. — Placenta vera.
Carnivoren.

γ) Placenta discoidea. — Placenta vera.
Affen, Nagetiere, Insektivoren, Fledermäuse.

2. Menschliche Eihäute.

1) Das menschliche Ei setzt sich gewöhnlich am Grund der Gebärmutter (Fundus uteri) zwischen den beiden Einmündungen der Eileiter fest und wird in die Schleimhaut eingebettet, welche um dasselbe eine Kapsel bildet.

2) Die Schleimhaut der Gebärmutter bildet sich zu den mütterlichen Hüllen für das Ei, den Deciduae, aus, die als Decidua serotina, D. reflexa und D. vera unterschieden werden.

a) Die Decidua serotina ist der Teil der Schleimhaut, welchem das Ei nach seinem Eintritt in die Gebärmutter direkt aufliegt, und an welchem sich später der Mutterkuchen entwickelt.
b) Die Decidua reflexa ist der um das Ei herumgewucherte Teil.
c) Die Decidua vera entsteht aus der übrigen, die Gebärmutterhöhle auskleidenden Schleimhaut.

3) Bei der Bildung der Deciduae oder hinfälligen Eihäute erleidet die Uterusschleimheit tiefgreifende Veränderungen ihrer Struktur und sondert sich unter starker Wucherung der Uterindrüsen und unter teilweisem Schwund ihres Epithels in eine innere, kompakte und in eine äufsere, spongiöse Schicht.

4) Aus der Wand der Keimblase, soweit sie nicht zur Bildung des Embryo selbst verwandt wird, entwickeln sich die kindlichen Eihüllen, die im ganzen mit den Eihüllen der übrigen Säugetiere an Zahl und in der Art ihrer Entstehung übereinstimmen, im einzelnen aber nicht unwichtige Modifikationen darbieten, die im wesentlichen folgende sind:

a) Das Amnion schliefst sich von vorn nach hinten, bleibt am hinteren Ende des Embryo durch einen kurzen Zipfel mit der serösen Hülle (dem späteren Chorion) verbunden und trägt so zur Entstehung des sogenannten Bauchstiels menschlicher Embryonen bei.

b) Die Allantois wächst nicht als freie Blase in den aufserembryonalen Teil der Leibeshöhle hinein, sondern schiebt sich als enger Kanal an der unteren Fläche des in einen Zipfel ausgezogenen Amnion bis zum Chorion hin und liefert so den Hauptteil des Bauchstiels.

c) Der Dottersack wird zu einem aufserordentlich kleinen Bläschen und steht durch einen langen, fadenförmigen Stiel (den Dottergang) mit dem embryonalen Darm in Verbindung.

d) Durch Vergröfserung des Amnion, welches schliefslich die ganze Eiblase ausfüllt (Zunahme des Fruchtwassers), werden Allantoiskanal und Dottergang mit den Nabel- und Dottergefäfsen vollständig umwachsen und mit der Amnionscheide umgeben, wodurch die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) entsteht, eine strangförmige Verbindung zwischen der Innenfläche der Eihaut und dem Bauchnabel des Embryo.

e) Die seröse Hülle entwickelt aufserordentlich frühzeitig (zweite Woche) Zotten auf ihrer ganzen Oberfläche und wird, indem das Bindegewebe der Allantois in sie hineinwächst, zur Zottenhaut (Chorion).

f) Die Zottenhaut sondert sich in ein Chorion laeve und ein Chorion frondosum:

α) Zum Chorion laeve wird derjenige Teil, welcher der Decidua reflexa anliegt und mit ihr sich durch die im Wachstum zurückbleibenden Zöttchen fest verbindet.

β) Zum Chorion frondosum gestaltet sich der an die Decidua serotina angrenzende Abschnitt, in welchem die Zöttchen zu mächtigen, vielfach verzweigten Büscheln auswachsen.

5) Dadurch, dafs die Zottenbüschel des Chorion frondosum in die Decidua serotina hineindringen und sich mit ihr fest verbinden, entsteht ein besonderes Ernährungsorgan für den Embryo, der Mutterkuchen oder die Placenta.

6) An der Placenta unterscheidet man den kindlichen und den mütterlichen Anteil: 1) die Placenta foetalis oder das Chorion frondosum und 2) die Placenta uterina oder die ursprüngliche Decidua serotina.

a) Die Placenta foetalis besteht

erstens aus der Membrana chorii, in welcher sich die Hauptäste der Umbilicalgefäfse ausbreiten, und an welcher sich die Nabelschnur gewöhnlich in der Mitte (Insertio centralis), seltener am Rand (Insertio marginalis), noch seltener vom Rand entfernt (Insertio velamentosa) ansetzt.

Zweitens besteht sie aus Büscheln von Chorionzotten, von denen die Haftwurzeln mittels ihrer Enden mit der Uterusschleimhaut fest verwachsen sind, während die freien Ausläufer in die intervillösen Bluträume der Placenta uterina, den Placentarraum, hineinhängen.

b) Die Placenta uterina setzt sich wie die Decidua vera aus einer kompakten, bei der Geburt sich ablösenden Schicht (Pars caduca) und aus einer spongiösen Schicht zusammen, in welcher die Ablösung erfolgt, und von der ein Teil auf der Muskulatur zurückbleibt (Pars fixa).

Die kompakte Schicht (Basalplatte Winklers) sendet Scheidewände (Septa placentae) zwischen die Chorionzotten hinein und teilt sie dadurch in einzelne Bündel, die Kotyledonen, ab.

Zwischen Arterien und Venen, die in der Basalplatte und den Septen ihren Weg nehmen, sind aufserordentlich weite Blutgefäfsräume eingeschaltet, in welche die Zotten frei hineinzuhängen scheinen. (Intervillöse Räume, Placentarraum.)

7) Bei der Geburt lösen sich die Deciduae oder hinfälligen Eihäute innerhalb der spongiösen Schicht von der Gebärmutter ab und bilden nebst den kindlichen Eihüllen und dem Mutterkuchen die Nachgeburt.

8) Eine normale Schleimhaut entwickelt sich in den ersten Wochen nach der Geburt aus den auf der Muskulatur zurückgebliebenen Resten der spongiösen Schicht und aus den Resten der Uterindrüsen, aus deren Epithel sich wahrscheinlich das Schleimhautepithel wieder regeneriert.

Zweiter Hauptteil.

Das Studium der Organentwicklung bildet das Thema für den zweiten Teil des Lehrbuchs. Eine Einteilung des hier vorzutragenden, umfangreichen Materials wird am besten vorgenommen im Hinblick auf die einzelnen Keimblätter, von denen sich die verschiedenen Organe ableiten lassen; doch mufs hierbei von vornherein darauf aufmerksam gemacht werden, dafs dies Einteilungsprinzip nur mit einer gewissen Einschränkung durchführbar ist. Denn die fertigen Organe des Erwachsenen sind gewöhnlich zusammengesetzte Bildungen, die sich aus zwei oder sogar aus drei embryonalen Schichten aufbauen. So entwickelt sich z. B. der Muskel aus Zellen des mittleren Keimblattes und des Mesenchyms, der Darmkanal mit seinen Drüsen enthält Elemente aus drei Schichten, aus dem inneren uud dem mittleren Keimblatt sowie aus dem Mesenchym. Wenn man trotzdem diese Organe als Abkömmlinge eines Keimblattes aufführt, so geschieht es aus dem Grunde, weil die verschiedenen Gewebe für den Aufbau und die Funktion eines Organs von ungleicher Bedeutung sind. Die Struktur und die Funktion der Leber oder des Pankreas wird in erster Linie von den Drüsenzellen bestimmt, welche vom inneren Keimblatt abstammen, während Bindegewebe, Blutgefäfse, Nerven, seröser Überzug zwar auch zum Ganzen der genannten Drüse hinzugehören, aber ihr nicht ihre charakteristischen Eigenschaften verleihen und insofern von geringerer Bedeutung sind. In der Anatomie und Physiologie des Muskels ist das Muskelgewebe, bei den Sinnesorganen das Sinnesepithel das funktionell Wichtige. Von derartigen Gesichtspunkten geleitet, hat man ein gutes Recht, die Drüsen des Darms als Organe des inneren Keimblattes, die Muskeln, Geschlechts- und Harnorgane als dem mittleren Keimblatt angehörig, und das Nervensystem mit den Sinnesorganen als Produkte des äufseren Keimblatts zu bezeichnen.

Somit gliedert sich die Lehre von der Entwicklungsgeschichte der Organe des tierischen Körpers in vier Hauptabschnitte:

1) in die Lehre von den Bildungsprodukten des inneren Keimblattes,

2) des mittleren Keimblattes,

3) des äufseren Keimblattes,

4) des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

Neuntes Kapitel.

Die Organe des inneren Keimblattes.

Das Darmrohr mit seinen Anhangsorganen.

Nach Abschlufs der Keimblattbildung und der im siebenten Kapitel dargestellten ersten Gliederungsprozesse besteht der Körper der Wirbeltiere aus zwei einfachen, ineinandergesteckten Röhren, aus dem inneren, kleineren Darmrohr und aus dem durch die Leibeshöhle von ihm getrennten Rumpfrohr, von denen ein jedes aus mehreren der primitiven Zellschichten des Keimes gebildet wird.

Das Darmrohr, dessen weitere Entwicklung uns zunächst beschäftigen wird, setzt sich aus zwei Epithelblättern zusammen, aus dem Darmdrüsenblatt und dem die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle liefernden, visceralen Mittelblatt, beide voneinander geschieden durch das um diese Zeit noch wenig entwickelte Mesenchym. Von den drei Schichten ist ohne Frage das Darmdrüsenblatt das wichtigste, da von ihm in erster Linie alle jetzt weiter zu besprechenden Sonderungsprozesse ausgehen, welche sich am besten in drei Gruppen einteilen lassen. Erstens tritt das Darmrohr mit der Körperoberfläche durch eine gröfsere Anzahl von Öffnungen, durch Schlundspalten, durch Mund und After, in Verbindung. Zweitens wächst es aufserordentlich in die Länge und sondert sich hierbei in Speiseröhre, Magen, Dünn- und Dickdarm mit ihren eigentümlich umgeänderten Aufhängebändern (Mesenterien und Netzen). Drittens nehmen aus und in den Wandungen des Darmrohrs zahlreiche, meist zu dem Verdauungsgeschäft in Beziehung stehende Organe ihren Ursprung.

I. Die Bildung der Öffnungen des Darmkanals.

1. Die Entwicklung von After und Schwanz. Am Anfang der Entwicklung besteht als einzige Öffnung des Darms an der Oberfläche des Keimes der Urmund (Primitivrinne), welcher den Ort bezeichnet, an welchem sich auf dem Stadium der Keimblase das innere und das mittlere Keimblatt eingestülpt haben (Kap. V, Fig. 51, 57, 61, 77, 96). Bei den Wirbeltieren ist er der Hauptsache nach nur eine vergängliche Bildung. Denn wie schon früher gezeigt wurde (S. 71), beginnen am Urmund gleich nach seiner ersten Entstehung seine Ränder von vorn nach hinten zu verwachsen, und es müfste auf diese Weise bald ein vollständiger Schwund eintreten, wenn er sich nicht nach rückwärts durch Wachstum in demselben Mafse vergröfserte, als er nach vorn durch den Verschlufs verliert. So erklärt es sich, dafs man auf den verschiedensten Embryonalstadien,

bei Embryonen von 2, 10, 20, 25 Ursegmenten etc. immer am jeweilig hinteren Ende ein Stück Urmund (Primitivrinne) vorfindet, an welchem der Verschlufs noch nicht erfolgt ist (Fig. 126—128). Aus dem Urmundrest gehen schliefslich auf einem gewissen Stadium zwei verschiedene Bildungen hervor, der oft erwähnte Canalis neurentericus, welcher selbst nur vergänglicher Art ist, und der After, der einzige Teil vom Erwachsenen, welcher vom weit ausgedehnten Urmundgebiet des Embryo seine Herkunft ableitet.

Am besten läfst sich die Entstehung des Afters bei den Amphibien verfolgen, wobei wir von dem Stadium ausgehen, wo der offene Teil des Urmunds am Froschei einen kleinen Ring bildet, aus welchem der Dotterpfropf als helle Masse nach aufsen hervorschaut (Fig. 169). Wie sich an ein und demselben Ei bei kontinuierlicher Beobachtung leicht verfolgen läfst, geht nach kurzer Zeit die ringförmige in eine spaltförmige Öffnung (Primitivrinne) über, indem linker und rechter Urmundrand einander entgegenwachsen. In der Mitte der Rinne verdicken sich die beiden Urmundränder, verwachsen miteinander und zerlegen die Rinne dadurch in eine vordere und in



Fig. 169. Fig. 170. Fig. 171. Fig. 172. Fig. 173.

Fig. 169—173. **Oberflächenbilder von Rana temp.** Nach Ziegler.

eine hintere kleine Öffnung (Fig. 170 u. 171). Die vordere wird zum Canalis neurentericus, die hintere dagegen zum After. Die sie trennende, durch Verwachsung gebildete Brücke liefert die Anlage des Schwanzes, an dessen Wurzel der After zu liegen kommt; sie kann daher als Schwanzknospe bezeichnet werden. Da das in der Schwanzknospe enthaltene Zellenmaterial seiner Entstehung nach ursprünglich auf zwei durch den Urmund getrennte Hälften verteilt gewesen ist, erklären sich hieraus interessante Mifsbildungen von Lachs- und Froschembryonen, bei denen zuweilen eine Verdoppelung des Schwanzes mit einer ausgedehnten Urmundspalte (siehe S. 80) verbunden ist.

Indem im weiteren Verlauf der Entwicklung sich die Medullarwülste weiter nach hinten ausdehnen, kommt die vordere der zwei Öffnungen bald in ihr Bereich zu liegen und wird, wenn die Wülste zum Nervenrohr verwachsen, in dieses selbst mit eingeschlossen (Fig. 172 u. 173). Es tritt jetzt der von Kowalevsky und Götte zuerst beschriebene Zustand ein, wo Nervenrohr und Darmkanal zusammen ein U-förmig beschaffenes Rohr bilden, an dessen Umbiegungsstelle der Canalis neurentericus gelegen ist (Fig. 70). Somit ist jetzt an der Oberfläche des Embryo als letzter auf den Urmund zurückzuführender Rest nur noch der After als ein kleines Grübchen zu sehen (Fig. 173).

Die Schwanzknospe wächst bald nach ihrer ersten Anlage rasch in die Länge und beginnt von oben her die Aftergrube zuzudecken.

Ihr Längenwachstum geschieht in derselben Weise, wie der ganze Körper in die Länge gewachsen ist. Da am Urmundrand äufseres, mittleres und inneres Keimblatt zusammentreffen und die median gelegenen Organe, Nervenrohr, Chorda und Ursegmente erzeugen, werden auch der Schwanzknospe die Anlagen von allen diesen Organen zuerteilt. Von der Wachstumszone aus, die auf die Schwanzspitze gerückt ist, setzt sich, wie bei der Verlängerung des Rumpfes, Ursegment an Ursegment an. Ferner dringt auch vom inneren Keimblatt ein kleiner Strang in den Schwanz hinein, der, wie die Abbildung von Bombinator zeigt (Fig. 70), längere Zeit eine kleine Höhle einschliefst. Er wird in der Literatur meist als Schwanzdarm oder postanaler Darm bezeichnet. Später schwindet der Zellenstrang, nachdem er seine Höhlung verloren hat, und löst sich in anderes Gewebe auf.

In der weiteren Entwicklung des Afters sind mehrere Stadien zu unterscheiden. Zunächst zeigt die Afteröffnung die Beschaffenheit des Urmunds, aus dem sie sich ja herleitet. In ihrer Umgebung stehen daher (Fig. 174 *A*) eine Zeitlang alle drei Keimblätter in Zusammenhang untereinander. An der Afterlippe schlägt sich das äufsere Keimblatt in das parietale Mittelblatt um, und einwärts davon geht wieder an der Darmlippe das viscerale Mittelblatt in das Darmdrüsenblatt über. Es besteht also auf diesem Stadium, genau genommen, noch keine direkte Verbindung des äufseren mit dem inneren Keimblatt, sondern nur durch Vermittlung des Mittelblattes.

Dieser Zustand ändert sich auf dem nächsten Stadium dadurch, dafs sich in der Aftergegend das mittlere Keimblatt aus dem oben beschriebenen Zusammenhang löst, einmal an der Afterlippe von dem äufseren Keimblatt, an der Darmlippe vom Darmdrüsenblatt (Fig. 174 *B*). Die Leibessäcke haben sich dadurch allseitig abgeschnürt und geschlossen. Infolgedessen gehen erst jetzt äufseres und inneres Keimblatt an der Afteröffnung direkt ineinander über.

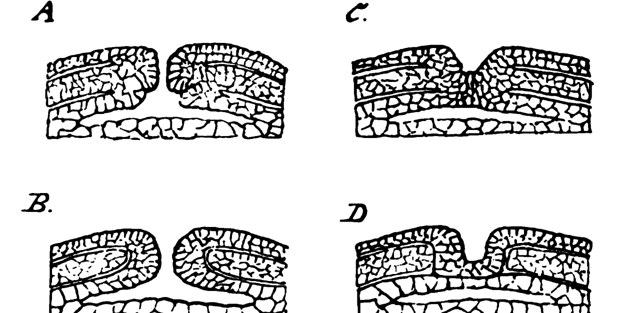


Fig. 174 *A—D*. **Vier Schemata, um die Umwandlung des letzten Teils des Urmunds in den After zu veranschaulichen.**

Hierbei scheinen bei den Amphibien zwei Modifikationen vorzukommen, je nachdem der zum After werdende Urmundrest eine durchgängige Öffnung besafs oder durch Verlötung seiner Ränder geschlossen war. Im ersten Falle ist auch die Afteröffnung (Fig. 174 *B*) jeder Zeit durchgängig und stellt ein Epithelrohr dar, welches von aufsen direkt und unmittelbar, indem es das Mittelblatt durchbohrt, in den Enddarm führt. Im zweiten Falle (Fig. 174 *C* u. *D*) stofsen zwar in der Aftergegend äufseres und inneres Keimblatt infolge der Ablösung des Mittelblattes unmittelbar zusammen, bilden aber noch einen epithelialen Verschlufs, die Aftermembran, eine meist dünne Epithellamelle,

die aus je einer einfachen Lage von Ektodermzellen und von Entodermzellen besteht und sich zwischen Aftergrube und Höhle des Enddarms noch trennend dazwischen schiebt. Hier wird der After erst dadurch durchgängig, dafs in der Mitte der epithelialen Verschlufsmembran die Zellen auseinanderweichen.

Bei den übrigen Wirbeltieren geht die Entwicklung von After und Schwanz in wesentlich derselben Weise wie bei den Amphibien vor sich, und scheint hierbei überall ein Schwanzdarm oder, besser gesagt, ein kaudaler Entodermstrang angelegt zu werden. Früher oder später bildet er sich bei allen Wirbeltieren zurück; er verliert seine Höhlung in den Fällen, wo er überhaupt eine solche besafs, geht in einen soliden Epithelstrang über, löst sich darauf vom Afterdarm und vom Nervenrohr ab und schwindet dann vollständig. Damit hat auch der Canalis neurentericus als letzter Rest des Urmunds zu bestehen aufgehört.

Über die Afterbildung bei den Säugetieren mögen hier noch einige genauere Angaben Platz finden. Schon bei Embryonen

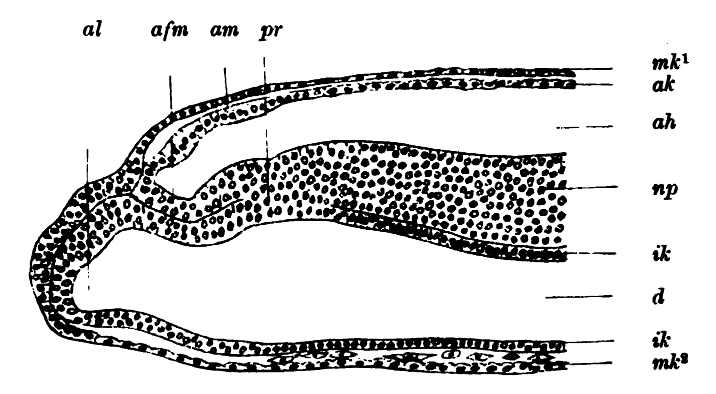


Fig. 175. **Medianschnitt durch das hintere Ende eines 16 Tage alten Schafembryo mit fünf Paar Ursegmenten.** Nach Bonnet.

al Allantois, *afm* Aftermembran, *am* Amnion, *ah* Amnionhöhle, *ak* äufseres Keimblatt und *mk*[1] mittleres Keimblatt, welches an der Amnionbildung beteiligt ist, *np* Übergang der Nervenplatte in den Primitivstreifen, *pr* Primitivrinne in der Gegend des Canalis neurentericus, *ik* Darmdrüsenblatt, *mk*[2] Darmfaserblatt, *d* Darmrohr.

mit wenigen Ursegmenten ist die erste Anlage des Afters nachzuweisen. Während am vorderen Ende des Primitivstreifens sich der Canalis neurentericus findet, bildet sich an seinem hinteren Ende die Aftermembran aus, indem an einer kleinen Stelle das mittlere Keimblatt schwindet und Darmdrüsenblatt und Epidermis sich dicht aneinanderlegen, doch so, dafs sie immer durch einen scharfen Kontur gegeneinander abgegrenzt bleiben (Fig. 175 *afm*). Die Afteranlage findet sich mithin ursprünglich ganz dorsalwärts am hinteren Ende des Embryo. Der zwischen ihr und dem Canalis neurentericus gelegene Teil des Primitivstreifens bildet sich wie bei den Amphibien zur Schwanzknospe um. Er tritt auf einem etwas späteren Stadium, als in Fig. 175 dargestellt ist, nach aufsen als ein kleiner Höcker hervor, welcher sich allmählich zum Säugetier-Schwanz verlängert (Fig. 176 *sch*). Der im Höcker gelegene Canalis neurentericus wird von den Medullar-

wülsten umwachsen und bei ihrem vollständigen Verschlufs in das Nervenrohr mit aufgenommen. Hierbei kommt es auch bei den Säugetieren zur Entwicklung eines kleinen, sich später rückbildenden Entodermstranges. Je mehr die Schwanzknospe nach aufsen hervortritt (Fig. 176 *sch*) und sich über die Aftermembran (*afm*) von oben herüberlegt, um so mehr rückt die ursprünglich ganz dorsal entstandene Aftergrube an die ventrale Seite des embryonalen Körpers; in Fig. 176 ist sie zwischen der Schwanzknospe (*sch*) und der Anlage der Allantois (*al*) aufzufinden. Die Zerreifsung der Aftermembran erfolgt relativ spät, bei Wiederkäuern z. B. erst bei Embryonen, die älter als 24 Tage sind.

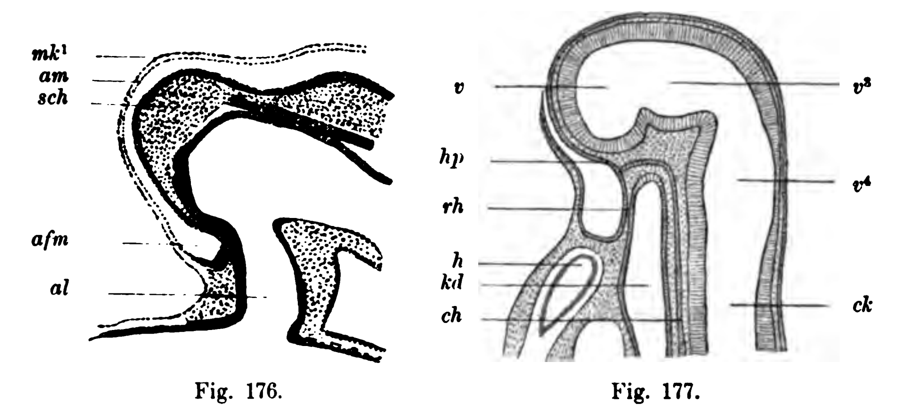


Fig. 176. Fig. 177.

Fig. 176. **Medianschnitt durch das Schwanzende eines 18 Tage alten Schafembryo mit 23 Ursegmentpaaren.** Nach Bonnet.

sch Schwanzknospe oder Endwulst, *am* Amnion, *mk*¹ Hautfaserblatt desselben, *afm* Aftermembran ventralwärts und nach vorn vom Endwulst gelagert, *al* Allantois.

Fig. 177. **Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchenembryo.** Nach Mihalcovics.

rh Rachenhaut, *hp* Stelle, von der aus sich die Hypophyse entwickelt, *h* Herz, *kd* Kopfdarmhöhle, *ch* Chorda, *v* Ventrikel des Grofshirns, *v*³ dritter Ventrikel des Zwischenhirns, *v*⁴ vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirns, *ck* Centralkanal des Rückenmarks.

2. Die Entwicklung des Mundes. Bei allen Wirbeltieren bildet das äufsere Keimblatt an der unteren Seite der Kopfanlage, die anfänglich wie ein abgerundeter Höcker aussieht, eine kleine flache Grube (Fig. 177), die mit dem blinden Ende der Kopfdarmhöhle (*kd*) zusammentrifft. Im Bereich der Grube stofsen äufseres und inneres Keimblatt zu einer dünnen Membran zusammen, welche seit Remak als Rachenhaut (Fig. 177 *rh*) beschrieben wird. Durch ihr Einreifsen und unter Rückbildung der Fetzen, die unter dem Namen der primitiven Gaumensegel bekannt sind, wird die Kommunikation zwischen Mundbucht uud Kopfdarmhöhle hergestellt.

Bei allen amnioten Wirbeltieren zeigt der Eingang zur Mundbucht (Fig. 178 *mb*) eine sehr ähnliche Form und erscheint als ein weites fünfeckiges Loch, das von fünf Wülsten umgeben wird, deren Kenntnis für die Bildungsgeschichte des Gesichts von grofser Wichtigkeit ist. Von ihnen ist einer unpaar, der Stirnfortsatz, ein breiter Höcker, der die Mundbucht von oben her begrenzt. Seine Entstehung hängt mit der Entwicklung des Centralnervensystems

zusammen, das bis an das vorderste Ende der Embryonalanlage reicht und sich hierselbst zu den Hirnblasen ausgebildet hat (Fig. 177 *v*). Auf einem Längsdurchschnitt untersucht, schliefst daher der Stirnfortsatz auf diesem Stadium eine weite, zum Nervenrohr gehörige Höhle ein und stellt eine Blase dar, die aus drei Schichten, aus der Epidermis, einer Mesenchymlage und aus der verdickten, epithelialen Wand des Nervenrohrs zusammengesetzt wird. Primäre Mundhöhle und Gehirnanlage (Fig. 177) grenzen am Anfang der Entwicklung dicht aneinander, durch eine dünne Gewebsschicht getrennt, in deren Bereich sich später unter anderem auch die Schädelbasis anlegt.

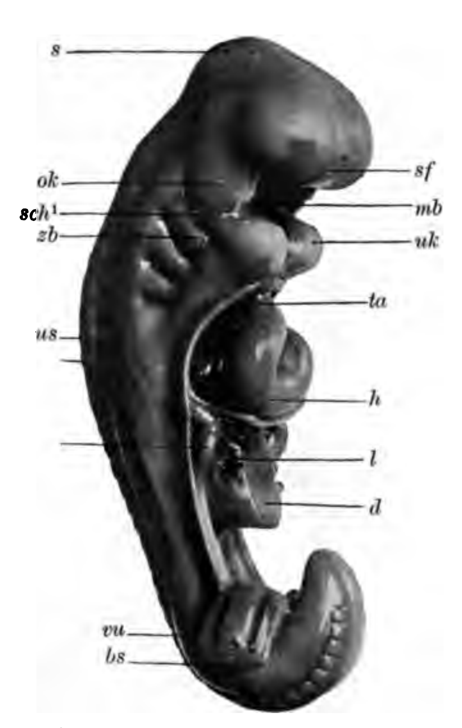


Fig. 178. **Menschlicher Embryo der dritten Woche.** Nach einem Modell von His. Die vordere Bauchwand und der Dottersack sind entfernt.
s Scheitelhöcker, *sf* Stirnfortsatz, *mb* Mundbucht, *ok* Oberkieferfortsatz, *uk* Unterkieferfortsatz, *zb* Zungenbeinbogen, *sch*[1] erste Schlundfurche, *us* Ursegmente, *ta* Truncus arteriosus, *h* Herz, *l* Leber, *d* Darm am Übergang in den Ductus vitello-intestinalis abgeschnitten, *bs* Bauchstiel mit Vasa umbilicalia *vu*.

Die vier übrigen Wülste (Fig. 178) sind paarige Bildungen, welche die Mundbucht von der Seite und von unten her umgeben. Sie werden hervorgerufen durch Wucherungen des embryonalen Bindegewebes, in welchem stärkere Blutgefäfse ihren Weg nehmen. Nach ihrer Lage werden sie als Oberkiefer- (*ok*) und als Unterkiefer-Fortsätze (*uk*) unterschieden. Die ersteren setzen sich jederseits unmittelbar an den Stirnfortsatz (*sf*) an; sie sind von ihm getrennt durch eine Rinne, durch die in einem späteren Kapitel zu besprechende Augennasenfurche, welche in schräger Richtung nach oben und aufsen zu der Gegend des Gesichts zieht, in welcher sich das Auge anlegt. Oberkiefer- und Unterkiefer-Fortsätze grenzen sich voneinander durch einen Einschnitt ab, welcher dem Ort der späteren Mundwinkel entspricht. Beide Fortsätze jeder Seite bilden zusammen den häutigen Kieferbogen.

3. Die Entwicklung der Schlundspalten. Während sich in der Umgebung der Mundbucht die beschriebenen Veränderungen vollziehen, treten unmittelbar hinter dem Kieferbogen mehrere Schlundspalten auf jeder Seite des Rumpfes auf. Sie entwickeln sich bei den Selachiern, Teleostiern, Ganoiden und Amphibien, sowie bei allen Amnioten in einer ziemlich übereinstimmenden Weise (Fig. 178, 179). Vom Epithel der Kopfdarmhöhle aus bilden sich tiefe Aussackungen (*sch*[1]),

die dem Kieferbogen parallel an der seitlichen Schlundwand von oben nach unten verlaufen. Sie drängen die mittleren Keimblätter, die bis in diese Gegend reichen, zur Seite und wachsen so bis an die Oberfläche hervor, wo sie mit der Epidermis in Verbindung treten. Diese senkt sich nun gleichfalls, der Berührungsstelle entsprechend, zu einer Furche ein (Fig. 178, 179), so dafs man innere, tiefere Schlundtaschen und äufsere, mehr oberflächliche Schlund- oder Kiemenfurchen unterscheiden kann. Beide werden eine Zeitlang durch eine sehr dünne Verschlufsmembran voneinander getrennt, die aus zwei Epithelblättern, aus der Epidermis und dem Epithel der Kopfdarmhöhle, zusammengesetzt ist.

Die Substanzstreifen, welche zwischen den einzelnen Schlundtaschen liegen (Fig. 178, 179 u. 159), sind die häutigen Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen. Sie bestehen aus einer Achse, die dem mittleren Keimblatt und dem Mesenchym entstammt, und einem epithelialen Überzug, der nach der Rachenhöhle zu vom inneren Keimblatt, nach aufsen vom äufseren Keimblatt geliefert wird. Ihrer Reihenfolge nach werden sie, da der die Mundhöhle umschliefsende Wulst den ersten Schlundbogen bildet, als zweiter, dritter, vierter Schlundbogen etc. unterschieden.



Fig. 179. **Frontalkonstruktion des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo** (*Bl*, His) **von 4,5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschl. Embryonen. Vergr. 30 fach.

Das Bild zeigt vier äufsere und vier innere Schlundfurchen mit den an ihrem Grunde gelegenen Verschlufsplatten. In den durch die Furchen getrennten Schlundbogen sieht man die Querschnitte des zweiten bis fünften Schlundbogengefäfses. Infolge der stärkeren Entwicklung der vorderen Schlundbogen sind die hinteren schon etwas nach einwärts gedrängt.

Bei allen wasserbewohnenden, durch Kiemen atmenden Wirbeltieren reifst bald nach der Anlage der Furchen die dünne, epitheliale Verschlufsplatte zwischen den Schlundbogen und zwar in der Reihenfolge ein, wie diese entstanden sind. Der Wasserstrom kann daher jetzt von aufsen durch die durchgängig gewordenen Spalten in die Kopfdarmhöhle eindringen und, indem er an den Schleimhautflächen vorbeiströmt, zur Atmung verwandt werden. Es entwickelt sich jetzt zu beiden Seiten der Schlundspalten in der Schleimhaut ein oberflächliches, dichtes, kapillares Gefäfsnetz, dessen Inhalt mit dem vorbeiströmenden Wasser in Gasaustausch tritt. Aufserdem faltet sich die Schleimhaut zur Vergröfserung ihrer respiratorischen Oberfläche in zahlreiche, dicht und parallel zueinander gestellte Kiemenblättchen, die aufs reichste mit Blutgefäfsnetzen versorgt sind. Hiermit hat sich der vorderste, unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Abschnitt des Darmkanals in ein für das Wasserleben berechnetes Atmungsorgan umgewandelt.

Bei den höheren, amnioten Wirbeltieren werden äufsere und innere Schlundfurchen nebst den sie trennenden Schlundbogen, wie

schon hervorgehoben wurde, zwar ebenfalls angelegt, doch entwickeln sie sich bei ihnen niemals zu einem wirklich funktionierenden Atmungsapparat; sie gehören daher in die Kategorie der rudimentären Organe; auf der Schleimhaut entstehen keine Kiemenblättchen mehr, ja es scheint nicht einmal stets und überall zur Bildung durchgängiger Spalten zu kommen, indem sich zwischen den einzelnen Schlundbogen die dünne, epitheliale Verschlufsplatte in der Tiefe der äufserlich sichtbaren Furchen erhält. In diesen Verhältnissen, sowie auch in den gleich zu erwähnenden Verschiedenheiten in der Zahl der Schlundbogen sprechen sich die einzelnen Stadien eines Rückbildungsprozesses aus, welchem der ganze Visceralapparat in der Reihe der Wirbeltiere unterworfen ist.

Die Anzahl der zur Anlage kommenden Schlundspalten ist in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere eine wechselnde. Die höchste Zahl treffen wir bei den Selachiern, bei denen sie sich auf sechs, bei wenigen Arten sogar auf sieben und acht beläuft. Bei Knochenfischen, Amphibien und Reptilien sinkt die Zahl auf fünf. Bei den Vögeln, den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 178, 179 u. 159) werden nur vier angelegt. Wir können daher im allgemeinen sagen, dafs von den niederen zu den höheren Wirbeltieren eine Reduktion der zur Anlage gelangenden Schlundspalten stattgefunden hat.

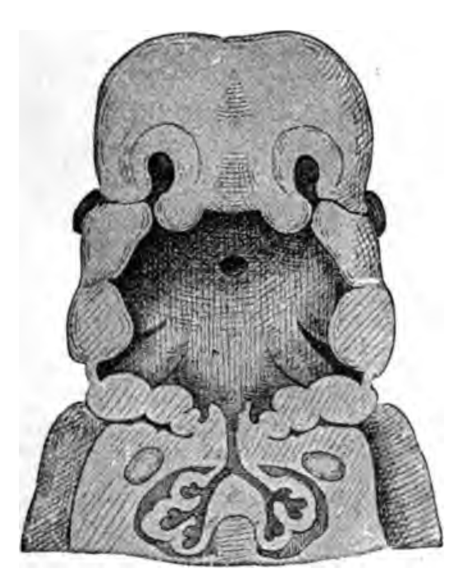


Fig. 180. **Frontalkonstruktion des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo** (*Rg*, His) **von 11,5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 12fach.

Der Oberkiefer ist perspektivisch, der Unterkiefer im Durchschnitt zu sehen. Die letzten Schlundbogen sind äufserlich nicht mehr zu sehen, da sie in die Tiefe der Halsbucht gerückt sind.

Bei menschlichen Embryonen sind die Schlundfurchen am deutlichsten zu sehen, wenn sie eine Länge von 3—4 mm erreicht haben (His). (Fig. 178, 179.) Äufsere und innere Furchen sind hier tief eingegraben und voneinander nur durch eine dünne, epitheliale Verschlufsplatte getrennt; sie nehmen von vorn nach hinten an Länge ab. Von den sie trennenden Schlundbogen ist der erste der stärkste, der letzte der schwächste; sie bilden, im Frontalschnitt gesehen, zwei nach abwärts konvergierende Reihen, so dafs der Mundrachenraum sich in das Darmrohr trichterförmig verjüngt.

Von der vierten Entwicklungswoche ab beginnen die Schlundbogen dadurch, dafs die beiden ersten stärker wachsen als die folgenden, sich gegeneinander zu verschieben (Fig. 180). „Ähnlich den Zügen eines Fernrohrs rücken sie," wie His bemerkt, „in der Weise übereinander, dafs, von

aufsen gesehen, der vierte Bogen zuerst vom dritten und dieser weiterhin vom zweiten umgriffen und zugedeckt wird, wogegen an der inneren, dem Rachen zugewendeten Fläche der vierte Bogen sich über den dritten, der dritte über den zweiten lagert." Demgemäfs wird die relative Länge des Mundrachenraums bei den älteren Embryonen geringer als bei den jüngeren. Infolge dieses ungleichen Wachstums, welches sich übrigens in ganz ähnlicher Weise auch bei Vogel- und Säugetier-Embryonen abspielt, bildet sich eine tiefe Grube an der Oberfläche und am hinteren Rande der Kopf-Halsgegend, die Halsbucht [Sinus cervicalis (RABL), Sinus praecervicalis (HIS). (Fig. 180 u. 181 *hb*.)

In der Tiefe und an der vorderen Wand der Halsbucht lagern der dritte und der vierte Schlundbogen, die nun von aufsen her nicht mehr zu sehen sind. Den Eingang zu ihr begrenzt von vorn her der zweite Schlund- oder Zungenbeinbogen (*zb*). Derselbe entwickelt allmählich nach hinten einen kleinen Fortsatz, welcher sich über die Halsbucht von aufsen herüberlegt und von RATHKE und RABL mit Recht dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien verglichen worden ist. Der Kiemendeckelfortsatz verschmilzt schliefslich mit der seitlichen Leibeswand. Dadurch wird die Halsbucht, welche dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die Kiemenbogen bergenden Raum entspricht, zum Verschlufs gebracht. Man vergleiche Fig. 179 mit Fig. 180 und Fig. 160 mit Fig. 181.

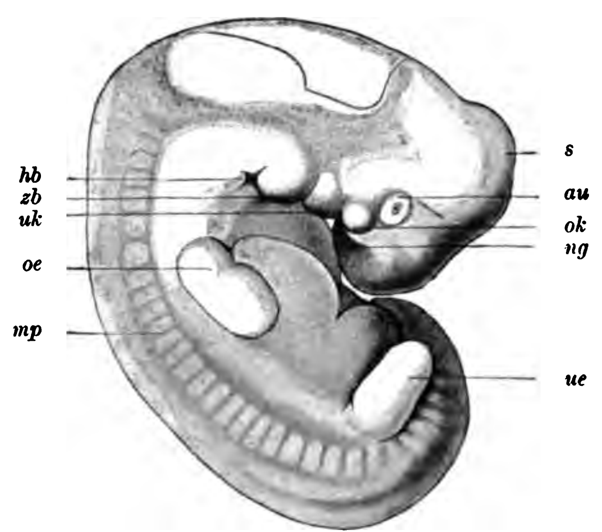


Fig. 181. **Menschlicher Embryo aus der Mitte der fünften Woche von 9 mm Nackensteifslänge.** Nach RABL.

s Scheitelhöcker, *au* Auge, *ok* Oberkiefer, *uk* Unterkiefer, *zb* Zungenbeinbogen, *hb* Halsbucht (Sinus cervicalis), *ng* Nasengrube, *oe* obere, *ue* untere Extremität, *mp* Muskelplatten (Rumpfsegmente).

Die Entwicklung der Schlundspalten und der Halsbucht hat auch ein praktisches Interesse. Es kommen beim Menschen zuweilen in der Halsgegend Fisteln vor, die von aufsen verschieden weit nach innen dringen und sogar in die Rachenhöhle einmünden können. Sie sind von embryonalen Verhältnissen in der Weise abzuleiten, dafs die Halsbucht teilweise offen geblieben ist. Von hier kann beim Erwachsenen ein Weg noch in die Rachenhöhle führen, wenn sich abnormerweise die zweite Schlundspalte nicht geschlossen hat.

II. Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte und Bildung der Gekröse (Mesenterien).

Anfänglich grenzt das Darmrohr in breiter Ausdehnung (Fig. 137) an die dorsale Rumpfwand, mit der Chorda (*ch*) und den Ursegmenten (*ms*) durch einen breiten Streifen embryonalen Bindegewebes verbunden, in welchem die Anlagen der beiden primitiven Aorten (*ao*) eingeschlossen sind. Linke und rechte Leibeshöhle sind daher nach oben noch durch einen weiten Abstand voneinander getrennt. Dieser verringert sich, je älter der Embryo wird, unter Entwicklung eines Gekröses oder Mesenteriums, einer Bildung, welche sich in der ganzen Länge des Darmrohrs mit Ausnahme des vordersten Abschnitts in folgender Weise anlegt: Das Darmrohr entfernt sich weiter von der Chorda; hierbei wird der oben erwähnte, breite Streifen von Bindegewebe von links und rechts schmäler, dagegen dorso-ventralwärts verlängert; die in ihm eingeschlossenen beiden Aorten rücken näher zusammen und verschmelzen schliefslich zu einem in der Medianebene zwischen Chorda und Darm gelegenen, unpaaren Stamm. Bei weiterem Verlauf des Prozesses bleiben schliefslich Darmrohr und Chorda nur durch ein feines Band in Zusammenhang, das vom vorderen zum hinteren Ende des Embryo reicht.

Die Sonderung des Darmrohrs in einzelne, hintereinandergelegene, ungleichwertige Abschnitte beginnt mit der Entwicklung des Magens. In einiger Entfernung hinter dem mit den Schlundspalten versehenen, respiratorischen Abschnitt legt sich der Magen als eine kleine, spindelförmige Erweiterung an, deren Längsachse mit der Längsachse des Körpers zusammenfällt (Fig. 182 und 183 *Mg*). Solche Befunde erhält man bei menschlichen Embryonen der vierten Woche. Das ganze embryonale Eingeweiderohr läfst jetzt fünf hintereinander gelegene Abschnitte unterscheiden, die Mundhöhle, die Schlundhöhle mit den Kiemenspalten, die sich trichterförmig in die Speiseröhre verengt. Auf diese folgt der spindelig erweiterte Magen, auf diesen das übrige Darmrohr, das noch mit dem Dottersack in mehr oder minder weitem Zusammenhang steht (*Ds*). Mit Ausnahme der drei vordersten Abschnitte findet sich in der ganzen Länge des Darms ein Gekröse (Mesenterium); sein zum Magen gehender Teil wird noch besonders als Mesogastrium unterschieden. Ein solcher Zustand erhält sich bei manchen Fischen und Amphibien dauernd. Auch beim erwachsenen Tier durchsetzt der Darm die Leibeshöhle in schwach gekrümmtem Verlauf. Der Magen erscheint an ihm als eine spindelförmige Erweiterung.

Eine Änderung wird bei allen höheren Wirbeltieren herbeigeführt durch ein mehr oder minder beträchtliches Längenwachstum des Darms, hinter welchem die Gröfsenzunahme des Rumpfes weit zurückbleibt. Die Folge davon ist, dafs der Darm, um Platz in der Leibeshöhle zu finden, sich in Windungen legen mufs. Hierbei bleiben einzelne Strecken der Wirbelsäule genähert, während andere sich von ihr entfernen. Erstere sind mit einem kurzen Mesenterium befestigt und daher minder beweglich, letztere haben ihr Aufhängeband bei der Lageveränderung zu einer zuweilen ganz ansehnlichen, dünnen Lamelle ausgezogen und in demselben Mafse eine gröfsere Beweglichkeit gewonnen.

Da die zum Teil recht komplizierten Entwicklungsprozesse durch vortreffliche Arbeiten auch für menschliche Embryonen zur Genüge aufgeklärt worden sind, können diese der Beschreibung zur Grundlage dienen. In der fünften und sechsten Woche ist bei ihnen die hintere, der Wirbelsäule zugekehrte Fläche des Magens (Fig. 184 *gc*) stark ausgebuchtet, die vordere Wand (*kc*) dagegen, welche bei Eröffnung der Bauchhöhle durch die schon ansehnliche Leber bedeckt wird, ist etwas eingedrückt. Eine Linie, welche Mageneingang und -Ausgang (Cardia und Pylorus) an der hinteren Fläche verbindet, ist daher viel länger als die entsprechende Verbindungslinie an der

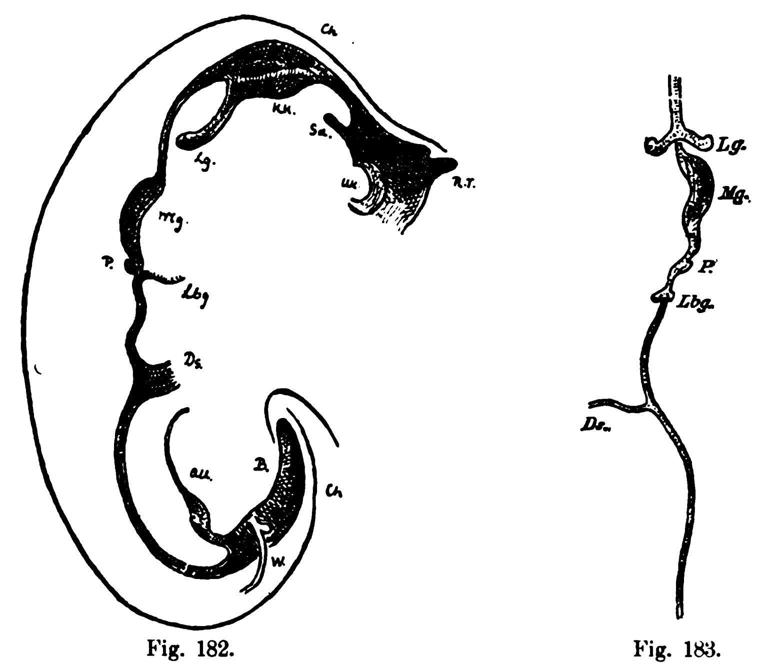


Fig. 182. Fig. 183.

Fig. 182. **Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo** (*R*, His) **von 5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 20fach.

RT Rathkesche Tasche, *Uk* Unterkiefer, *Sd* Schilddrüse, *Ch* Chorda dorsalis, *Kk* Kehlkopfeingang, *Lg* Lunge, *Mg* Magen, *P* Pankreas, *Lbg* Lebergang, *Ds* Dottergang (Darmstiel), *All* Allantoisgang, *W* Wolffscher Gang mit hervortretendem Nierengang (Ureter), *B* Bursa pelvis.

Fig. 183. **Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo** (*Bl*, His) **von 4,25 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30fach.

Lg Lunge, *Mg* Magen, *P* Pankreas, *Lbg* Lebergänge, *Ds* Dottergang (Darmstiel).

vorderen Fläche. Letztere wird zur kleinen Curvatur (*kc*), die erstere, an welcher sich zugleich das Magengekröse ansetzt, ist die spätere grofse Curvatur (*gc*).

Der auf den Magen folgende Abschnitt hat sich infolge stärkeren Längenwachstums in einzelne Windungen gelegt. Von dem Pylorus wendet sich das Darmrohr (*du*) erst eine kleine Strecke nach rückwärts bis nahe an die Wirbelsäule heran, biegt hier scharf um und beschreibt eine grofse Schleife, deren Konvexität nach vorn und abwärts nach dem Nabel zu gerichtet ist. Die Schleife besteht aus

zwei ziemlich parallel und nahe beisammen verlaufenden Schenkeln (d^1 und d^2), zwischen welchen sich das mit in die Länge ausgezogene Mesenterium (*ms*) ausspannt. Der eine Schenkel (d^1) liegt vorn und steigt nach abwärts, der andere (d^2) liegt hinter ihm und wendet sich nach aufwärts, um nahe der Wirbelsäule noch einmal umzubiegen und, durch ein kurzes Mesenterium befestigt, in geradem Verlauf (*r*) nach abwärts zum After zu ziehen. Die Übergangsstelle des ab- und aufsteigenden Schenkels oder der Scheitel der Schleife ist in den mit einer Aushöhlung versehenen Anfangsteil der Nabelschnur eingebettet, wo er durch den in Rückbildung begriffenen Dottergang (d^3) mit dem Nabelbläschen zusammenhängt. In einiger Entfernung vom Ursprung des Dotterganges bemerkt man am aufsteigenden Schenkel eine kleine Erweiterung und Ausbuchtung (d^2). Sie entwickelt sich weiterhin zum Blinddarm und deutet somit die wichtige Stelle an, an welcher sich Dünn- und Dickdarm gegeneinander abgrenzen.

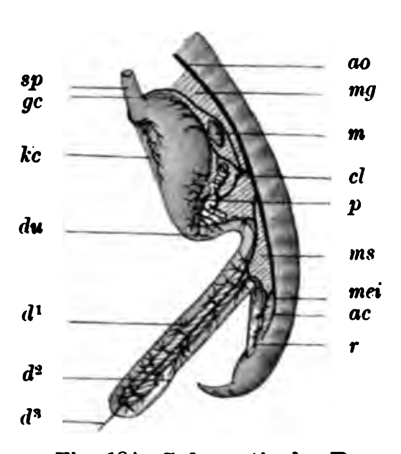


Fig. 184. **Schematische Darstellung des Darmkanals eines sechswöchentlichen Embryo des Menschen.** Nach TOLDT.

sp Speiseröhre, *kc* kleine Curvatur, *gc* grofse Curvatur, *du* Duodenum, d^1 Teil der Schleife, der zum Dünndarm wird, d^2 Teil der Schleife, der zum Dickdarm wird und mit dem Coecum beginnt, d^3 Abgangsstelle des Dottergangs, *mg* Mesogastrium, *ms* Mesenterium, *m* Milz, *p* Pankreas, *r* Mastdarm, *ao* Aorta, *cl* Coeliaca, *mei* Mesenterica inferior, *ac* Aorta caudalis.

Infolge der ersten Faltungen lassen sich jetzt schon vier, später noch deutlicher gesonderte Darmteile unterscheiden. Das kurze, vom Magen zur Wirbelsäule laufende, zu dieser Zeit noch mit einem kleinen Mesenterium versehene Stück wird zum Zwölffingerdarm (*du*), der vordere, absteigende Schenkel (d^1) nebst dem Scheitel der Schleife liefert den Dünndarm, der hintere aufsteigende Schenkel entwickelt sich zum Dickdarm (d^2) und das zum letztenmal wieder umbiegende Endstück zum S-Romanum und Mastdarm (*r*).

Bei Embryonen des dritten und der folgenden Monate finden wichtige Lageveränderungen am Magen und an der Darmschleife in Zusammenhang mit einem weiter vor sich gehenden Längenwachstum statt.

Der Magen erfährt eine zweifache Drehung um zwei verschiedene Achsen und nimmt dadurch frühzeitig eine Form und Lage an, welche annähernd dem bleibenden Zustand entspricht (Fig. 185 u. 186). Einmal geht seine Längsachse, welche den Magenmund (Cardia) mit dem Pförtner (Pylorus) verbindet und anfangs der Wirbelsäule parallel gerichtet ist, infolge einer Drehung um die Sagittalachse in eine schräge und schliefslich in eine fast quere Stellung über. Dadurch rückt jetzt der Magenmund auf die linke Körperhälfte und nach abwärts, der Pförtner aber mehr auf die rechte Körperhälfte und weiter nach oben. Zweitens erfährt der Magen gleichzeitig noch eine Drehung um seine Längsachse, durch welche die ursprünglich linke Seite zur vorderen und die rechte zur hinteren Seite wird. Infolge-

dessen kommt die grofse Curvatur nach abwärts, die kleine nach oben zu liegen. Von den Lageveränderungen wird auch das Endstück der Speiseröhre mitbetroffen, welches ebenfalls eine spirale Drehung erleidet, so dafs die ursprünglich linke zur vorderen Seite wird. Desgleichen erklärt sich hieraus die asymmetrische Lage der beiden Nervi vagi, von welchen der linke an der vorderen, der rechte an der hinteren Seite der Speiseröhre durch das Zwerchfell durchtritt und der erstere sich an der Vorderfläche des Magens, der letztere an der entgegengesetzten Wand ausbreitet.

Einen tiefgreifenden Einflufs übt die Drehung des Magens natürlich auch auf sein Gekröse, das Mesogastrium, aus und gibt den Anstofs zur Entwicklung des grofsen Netzbeutels (des Omentum maius). Solange der Magen noch senkrecht steht, bildet sein Gekröse

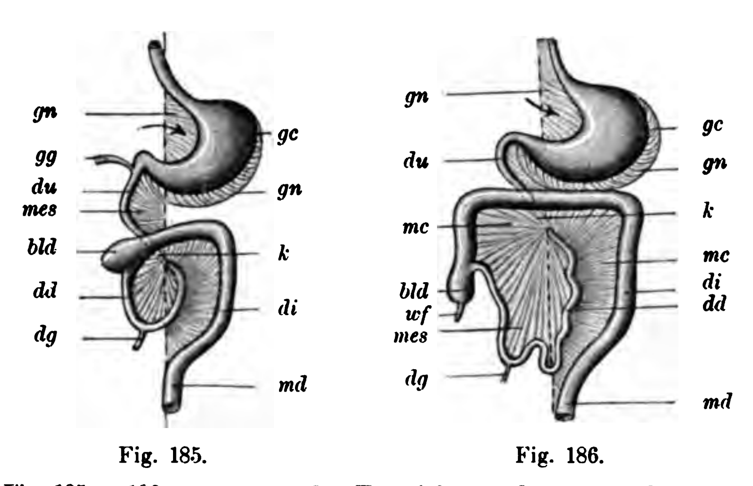


Fig. 185. Fig. 186.

Fig. 185 u. 186. **Schemata der Entwicklung des menschlichen Darmkanals und seines Gekröses.** Fig. 185 früheres, Fig. 186 späteres Stadium. *gn* Grofser Netzbeutel, der sich aus dem Mesogastrium (Fig. 184 *mg*) entwickelt. Der Pfeil bedeutet den Eingang in den Netzbeutel (Bursa omentalis), *gc* grofse Curvatur des Magens, *gg* Gallengang (Ductus choledochus), *du* Duodenum, *mes* Mesenterium, *mc* Mesocolon, *dd* Dünndarm, *di* Dickdarm, *md* Mastdarm, *dg* Dottergang, *bld* Blinddarm, *wf* Wurmfortsatz, *k* Kreuzungsstelle der Darmschleife. Der Dickdarm mit seinem Mesocolon kreuzt das Duodenum.

eine senkrechte Lamelle, welche sich von der Wirbelsäule direkt zu der jetzt noch nach hinten gerichteten grofsen Curvatur ausspannt (Fig. 184). Infolge der Drehung aber ist es stark ausgedehnt und vergröfsert, da sein Ansatz am Magen allen Verlagerungen desselben folgen mufs. Vom Ursprung an der Wirbelsäule wendet es sich daher jetzt nach links und nach unten, um sich an der grofsen Curvatur anzusetzen; es nimmt eine Form und Lage an, von welcher sich der Leser leicht eine richtige Vorstellung bilden wird, wenn er das Schema 185 mit dem Querschnittsbild Fig. 187 kombiniert. Auf diese Weise kommt ein von der übrigen Leibeshöhle abgesonderter Raum, der grofse Netzbeutel (Bursa omentalis, Fig. 187 **) zustande, der seine Öffnung nach der rechten Körperseite zugekehrt hat und dessen vordere Wand vom Magen, dessen hintere und untere Wand vom Magengekröse (gn^2, gn^1) gebildet wird. In den schematischen

Fig. 185 u. 186 wird der Eingang in den Netzbeutel durch die Richtung des Pfeiles angedeutet.

Eine nicht minder eingreifende Drehung wie der Magen hat die Darmschleife mit ihrem Mesenterium um ihre Anheftungsstelle an der Lendenwirbelsäule durchzumachen. Der absteigende und der aufsteigende Schenkel kommen zuerst nebeneinander zu liegen. Dann schlägt sich der letztere, welcher zum Dickdarm wird (Fig. 185), über den ersteren in schräger Richtung herüber und kreuzt den Anfangsteil des Dünndarms (*k*) in querer Richtung. Beide Teile, namentlich aber der Dünndarm, fahren am Ende des zweiten Monats fort, stark in die Länge zu wachsen und sich in Windungen zu legen. Hierbei gerät der Anfangsteil des Dickdarms oder das Coecum, das im dritten Monat bereits einen sichelförmig gebogenen Wurmfortsatz erkennen läfst (Fig. 185 *bld*), ganz auf die rechte Seite des Körpers nach oben unter die Leber; von hier läuft sein Anfangsstück in querer Richtung über das Duodenum unter dem Magen zur Milzgegend herüber, biegt dann

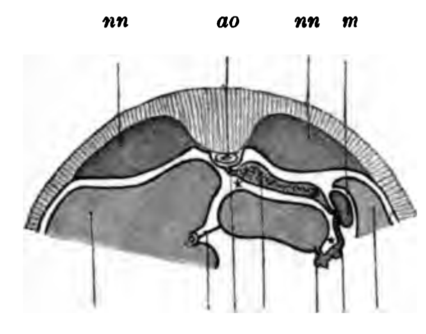


Fig. 187. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines menschlichen Embryo in der Gegend des Magens mit seinem Mesogastrium, um die Bildung des Netzbeutels am Anfang des dritten Monats zu zeigen. Nach TOLDT.
nn Nebenniere, *ao* Aorta, *l* Leber, *m* Milz, *p* Pankreas, gn^1 Ursprung des großen Netzes (Mesogastrium) an der Wirbelsäule, gn^2 der an die grofse Magencurvatur (*gc*) sich ansetzende Teil des grofsen Netzes, *kn* kleines Netz, *gc* grofse Curvatur des Magens, * Vorraum und Höhle des grofsen Netzbeutels.

scharf um (Flexura coli lienalis) und steigt nach der linken Beckengegend herab, um in das S-Romanum und Rectum überzugehen. Somit sind schon im dritten Monat am Dickdarm das Coecum, das Colon transversum und C. descendens unterscheidbar. Ein Colon ascendens fehlt noch. Dasselbe bildet sich erst in den folgenden Monaten (Fig. 186) dadurch aus, dafs der anfangs unter der Leber befindliche Blinddarm allmählich eine tiefere Lage einnimmt, sich im siebenten Monat unterhalb der rechten Niere findet und vom achten Monat an über den Darmbeinkamm herabsteigt.

In dieser Zeit hat der Blinddarm (Coecum) an Länge zugenommen und stellt gegen Ende der Schwangerschaft einen ziemlich beträchtlichen Anhang an der Übergangsstelle des Dünn- und Dickdarms dar. Frühzeitig zeigt er eine ungleichmäfsige Entwicklung (Fig. 186 *bld*). Das oft mehr als die Hälfte der Länge umfassende Endstück bleibt im Wachstum hinter dem sich stärker ausweitenden Anfangsstück zurück; ersteres wird als Wurmfortsatz (*wf*), letzteres als Coecum unterschieden. Beim Neugeborenen ist der Wurmfortsatz vom Coecum noch weniger scharf abgesetzt als einige Jahre später, wo er sich zu einem nur gänsekielstarken, 6—8 cm langen Anhang umgestaltet hat.

Innerhalb des von den Dickdarmwindungen umgrenzten Bezirks breitet sich der Dünndarm aus, der vom absteigenden Sckenkel der

Schleife abstammt, und legt sich infolge seines beträchtlichen Längenwachstums in immer zahlreichere Schlingen (Fig. 186).

Ursprünglich sind alle Darmabschnitte vom Magen an durch ein gemeinsames Gekröse (Mesenterium commune) mit der Lendenwirbelsäule frei beweglich verbunden (Fig. 185 u. 186). Das Gekröse ist natürlicherweise durch das Längenwachstum der Darmschleife auch beeinflufst worden, indem seine Ansatzlinie am Darm die Ursprungslinie an der Wirbelsäule (Radix mesenterii) um ein Vielfaches an Länge übertrifft und sich dabei nach Art einer Hemdkrause in Falten legt. Eine derartige Anordnung der Gekröse findet sich als bleibende Bildung bei vielen Säugetieren, wie bei Hund, Katze etc. Beim Menschen aber wird vom vierten Monat an die Anordnung des Gekröses eine viel kompliziertere, dadurch dafs Verklebungs- und Verwachsungsprozesse einzelner Abschnitte der Gekröslamelle mit angrenzenden Partien des Bauchfells, sei es von der hinteren Bauchwand, sei es von benachbarten Organen, stattfinden. Sie betreffen das Aufhängeband des Duodenum und des Dickdarms, welches in der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung stets vorhanden ist.

Des Duodenum legt sich, die bekannte hufeisenförmige Krümmung beschreibend, mit seinem Gekröse, in welches der Anfang der Bauchspeicheldrüse eingeschlossen ist, breit an die hintere Rumpfwand an- und verschmilzt mit ihrem Bauchfell in ganzer Ausdehnung; aus einem beweglichen ist es zu einem unbeweglichen Darmteil geworden (Fig. 188 *du*).

Der Dickdarm (Fig. 186, 188 u. 189 *ct*) besitzt noch im dritten Monat ein sehr langes, von der Wirbelsäule ausgehendes Aufhängeband, welches nichts anderes als ein Teil des gemeinsamen Darmgekröses ist, aber als Mesocolon (*msc*) besonders unterschieden wird. Infolge der oben beschriebenen Drehung der primitiven Darmschleife ist nun nicht allein das Colon transversum, sondern auch das zu ihm gehörige, ansehnliche Mesocolon quer über das Ende des Duodenum herübergezogen worden; es verschmilzt hier eine Strecke weit mit letzterem und der hinteren Rumpfwand, gewinnt dadurch eine neue, von links nach rechts verlaufende, sekundäre Ansatzlinie (Fig. 189 *msc*) und erscheint so als ein vom gemeinsamen Darmgekröse abgelöster Teil. Das Colon transversum (*ct*) mit seinem Mesocolon (*msc*) trennt jetzt die Leibeshöhle in einen oberen Teil, welcher Magen, Leber, Duodenum und Pankreas einschliefst, und in einen unteren, die Dünndärme begrenzenden Abschnitt. So erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte der auffällige Befund, dafs sich das Duodenum, um aus dem oberen in den unteren Raum zu gelangen und sich in das Jejunum fortzusetzen, unter dem quer ausgespannten Mesocolon hindurchtritt (Fig. 186 u. 188 *du*).

Auch am Aufhängeband vom Coecum und vom auf- und absteigenden Schenkel des Dickdarms tritt eine Verwachsung mit dem Bauchfell der Rumpfwand bald in mehr, bald in minder ausgedehnter Weise ein. Es sitzen daher die genannten Darmteile beim Erwachsenen bald mit ihrer hinteren Wand breit der Rumpfwand an, bald sind sie durch ein mehr oder minder kurzes Mesenterium befestigt.

Es bleibt jetzt noch übrig, auf die wichtigen Veränderungen des grofsen Netzbeutels einzugehen, mit dessen Entwicklung während

der ersten Embryonalmonate wir auf S. 187 bekannt geworden sind. Der Netzbeutel zeichnet sich einmal durch ein sehr beträchtliches Wachstum und zweitens dadurch aus, dafs er an verschiedenen Stellen mit Nachbarorganen verschmilzt. Anfangs reicht er nur bis zur grofsen Magencurvatur (Fig. 186 u. 187), an welche er sich ansetzt; aber schon vom dritten Monat an vergröfsert er sich und legt sich über die unterhalb des Magens befindlichen Eingeweide herüber, zuerst über das Colon transversum (Fig. 188 *gn*[1], *gn*[2]), dann über die gesamten Dünndärme (Fig, 189 *gn*[3]). Der Beutel besteht, soweit er sich nach abwärts ausgedehnt hat, aus zwei dicht übereinander befindlichen, durch einen sehr geringen Zwischenraum getrennten Lamellen, die an seinem unteren Rand ineinander umbiegen. Von diesen ist die oberflächliche, der vorderen Bauchwand zugekehrte

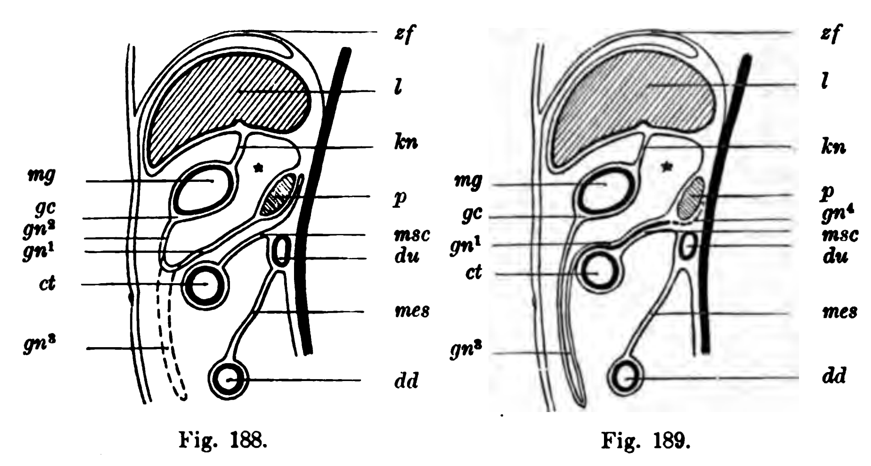


Fig. 188. Fig. 189.

Fig. 188 u. 189. **Zwei Schemata zur Entwicklung des grofsen Netzbeutels.** Fig. 188 früheres, Fig. 189 späteres Stadium.

zf Zwerchfell, *l* Leber, *p* Pankreas, *mg* Magen, *gc* grofse Curvatur desselben, *du* Duodenum, *dd* Dünndarm, *ct* Colon transversum, * Netzbeutel, *kn* kleines Netz, *gn*[1] hintere, an der Wirbelsäule entspringende Lamelle des grofsen Netzes, *gn*[2] vordere, an der grofsen Magencurvatur (*gc*) befestigte Lamelle des grofsen Netzbeutels, *gn*[3] der über den Dünndarm gewucherte Teil des Netzes, *gn*[4] der das Pankreas einschliefsende Teil des Netzes, *mes* Mesenterium des Dünndarms, *msc* Mesocolon des Colon transversum.

Lamelle an der Magencurvatur (*gc*) befestigt, die hintere, den Därmen aufliegende Lamelle findet an der Wirbelsäule ihren ursprünglichen Ansatz und schliefst hier den Hauptteil des Pankreas ein (Fig. 188 *p* u. Fig. 187). In diesem Zustand erhält sich der grofse Netzbeutel bei manchen Säugetieren (Hund). Beim Menschen beginnt er schon vom vierten Embryonalmonat an Verwachsungen einzugehen (Fig. 189). Die hintere Netzlamelle legt sich in grofser Ausdehnung auf der linken Körperseite der hinteren Bauchwand an und verschmilzt mit ihr (*gn*[1]), so dafs ihre Anheftungslinie an der Wirbelsäule seitlich auf den Ursprung des Zwerchfells rückt (Lig. phrenico-lienale). Nach abwärts gleitet sie über die obere Fläche des Mesocolon (*msc*) und über das Colon transversum (*ct*) herüber und geht mit beiden Verlötungen ein, mit dem ersteren schon im vierten Embryonalmonat. Zur Zeit der Geburt sind die beiden Platten des über die Därme

herübergewucherten Abschnittes des grofsen Netzbeutels, wie bei vielen Säugetieren, durch einen engen Spaltraum getrennt (Fig. 189 *gn*[8]); im ersten und zweiten Lebensjahr verschmelzen sie gewöhnlich zu einer einfachen Platte, in welcher sich Fetttäubchen ablagern.

III. Entwicklung der einzelnen Organe des Eingeweiderohrs.

Das einfache Längenwachstum, auf welches die eben besprochenen Schlingenbildungen zurückzuführen sind, ist nur ein und zwar keineswegs das hauptsächlichste Mittel, durch welches die Oberfläche des Darms vergröfsert wird. Einen viel beträchtlicheren Zuwachs erfährt seine Oberfläche dadurch, dafs die ursprünglich glatte Epithelschicht Ausstülpungen und Einstülpungen bildet, nach dem Hohlraum des Darms zu zahlreiche Falten, kleine Papillen und Zotten, in der entgegengesetzten Richtung aber verschiedene Arten von kleineren oder gröfseren Drüsen.

Die zahlreichen Organe, die durch den Faltungsmechanismus gebildet werden, bespreche ich nach den Abschnitten, in welche das Eingeweiderohr eingeteilt wird, und beginne mit den Organen der Mundhöhle.

A. Die Organe der Mundhöhle: Zähne, Zunge, Tonsille und Speicheldrüsen.

1) Die **Zähne** sind in morphologischer Hinsicht jedenfalls die interessantesten Bildungen der Mundhöhle. Ihre Entwicklung, welche sich beim Menschen und bei den Säugetieren in einer keineswegs einfachen Weise vollzieht, wird verständlicher, wenn wir von den niederen Wirbeltieren ausgehen. Denn bei ihnen kommen die Zähne, welche sich bei den Säugetieren nur auf den Kieferrändern finden, noch an manchen anderen Stellen der Körperoberfläche vor; sie bedecken bei vielen Arten nicht allein das Dach und den Boden der Mundhöhle und die Innenfläche der Kiemenbogen in grofser Anzahl als Gaumen-, Zungen- und Schlundzähne, sondern verbreiten sich auch noch, dicht aneinandergereiht, über die ganze Haut und verwandeln sie dadurch, wie bei den Selachiern, in einen kräftigen und zugleich biegsamen Panzer.

Die Zähne sind, wie ihre Entwicklung bei niederen Wirbeltieren in überzeugender Weise lehrt, ursprünglich nichts anderes als verknöcherte Papillen der Haut und der Schleimhaut, auf deren Oberfläche sie gebildet werden. So entstehen z. B. bei jungen Selachier-Embryonen zuerst auf der sonst glatten Oberfläche der Lederhaut, die vom embryonalen Mesenchym abstammt, kleine, zellenreiche Papillen und dringen in die dicke Epidermis hinein (Fig. 190 *zp*), welche hierauf ebenfalls eine auf die Zahnbildung hinzielende Veränderung erfährt; denn ihre die Papille unmittelbar überziehenden Zellen wachsen zu sehr langen Cylindern aus und stellen ein Organ dar, welchem die Abscheidung des Schmelzes obliegt, die sogenannte Schmelzmembran (Fig. 190 *sm*). Durch weiteres Wachstum nimmt hierauf die ganze Anlage eine Form an, welche dem späteren Hartgebilde entspricht (Fig. 191).

Nun beginnt der Verknöcherungsprozefs. Von den am oberflächlichsten gelegenen Zellen der Papille, der Odontoblasten-

schicht (*o*) (Membrana eboris), wird eine dünne Lage von Zahnbein (*zb*), das wie eine Kappe der Papille aufsitzt, ausgeschieden. Gleichzeitig beginnt auch die Schmelzmembran (*sm*) ihre abscheidende Tätigkeit und überzieht die Aufsenfläche der Zahnbeinkappe (*zb*) mit einer festen, dünnen Schicht von Schmelz (*s*). Auf die zuerst entstandenen Schichten werden weiterhin immer neue aufgelagert, auf die Zahnbeinkappe von innen her durch die Tätigkeit der Odontoblasten neues Zahnbein, auf den Schmelzüberzug von aufsen her durch die Schmelzmembran neuer Schmelz. So entwickelt sich ein immer fester und stärker werdender Zahnkörper, der sich mehr und mehr über die Oberfläche der Haut erhebt und mit seiner Spitze schliefslich den Epidermisüberzug durchbricht. Der Zahn gewinnt zuletzt noch eine bessere Befestigung in der Lederhaut dadurch, dafs sich Kalksalze an der Fläche, wo das Zahnbein nach unten aufhört, in den oberflächlichen Bindegewebsschichten (lh^2) ablagern und eine Art von Bindegewebsknochen, das Zahnzement, hervorrufen.

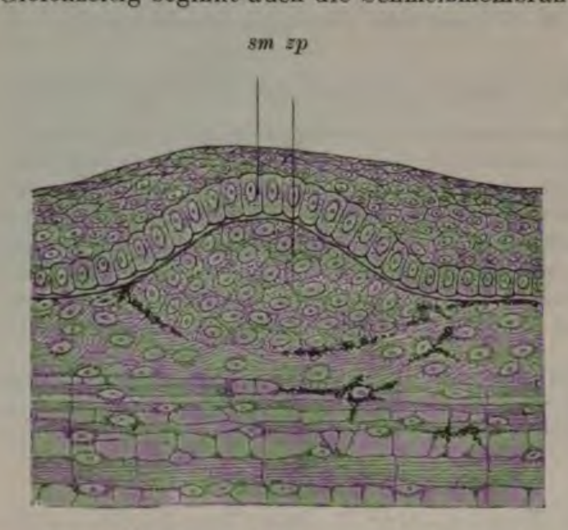


Fig. 190. **Jüngste Anlage eines Hautzahn (einer Placoidschuppe) eines Selachier-Embryo.**
zp Zahnpapille, *sm* Schmelzmembran.

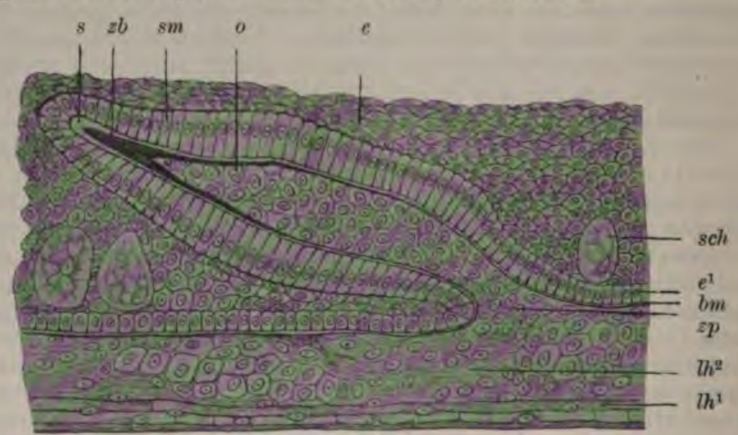


Fig. 191. **Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage eines Hautzahns eines Selachier-Embryo.**
e Epidermis, e^1 unterste Schicht kubischer Epidermiszellen, *sch* Schleimzellen, lh^1 aus Bindegewebslamellen zusammengesetzter Teil der Lederhaut, lh^2 oberflächliche Schicht der Lederhaut, *zp* Zahnpapille, *o* Odontoblasten, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *bm* Basalmembran.

Somit baut sich der fertige Zahn aus drei verkalkten Geweben auf, die aus drei besonderen Anlagen hervorgehen. Das Zahnbein nimmt aus der Odontoblastenschicht der Zahnpapille (Mesenchym), der Schmelz nimmt aus der epithelialen Schmelzmembran (äufseres Keimblatt) und das Cement nimmt aus dem Bindegewebe der Umgebung durch direkte Verknöcherung seinen Ursprung. Aufserdem enthält der fertige Zahn in seinem Innern eine Höhle, die von einem blutgefäfsreichen Bindegewebe (Pulpa), dem Rest der Papille, ausgefüllt wird. Die Schmelzmembran geht, wenn sie ihre Aufgabe erfüllt hat, zugrunde, indem bei der Abscheidung ihre Cylinderzellen immer niedriger und schliefslich zu platten Schüppchen werden, die später abgestofsen werden.

Von dem eben beschriebenen, einfachen Bildungsmodus weichen bei den Selachiern die Zähne, welche, an den Kieferrändern gelegen, zur Nahrungszerkleinerung dienen, in einem wichtigen Punkte ab; sie nehmen anstatt auf der freien Fläche der Schleimhaut mehr in der

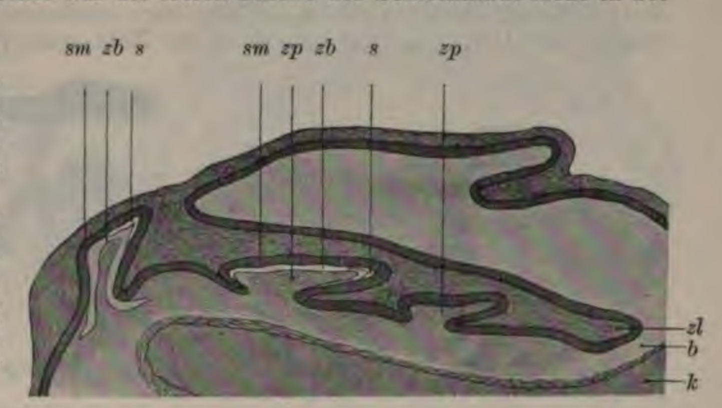


Fig. 192. **Querschnitt durch den Unterkiefer eines Selachier-Embryo mit Zahnanlagen.** *k* Unterkieferknorpel, *zl* Zahnleiste, *zp* Zahnpapille, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *b* bindegewebiger Teil der Schleimhaut.

Tiefe ihren Ursprung (Fig. 192). Die zahnbildende Strecke des Epithels der Mundschleimhaut hat sich als eine Leiste an der Innenfläche der Kieferbogen in das unterliegende Bindegewebe weit hineingesenkt (*zl*) und stellt jetzt ein besonderes, von seiner Umgebung unterscheidbares Organ, die Zahnleiste, vor. Der wichtige Unterschied wird dadurch bedingt, dafs bei der Entwicklung der Kieferzähne lebhaftere Wucherungsprozesse stattfinden, einmal weil die Kieferzähne viel gröfser als die Hautzähne sind, dann weil sie rascher abgenutzt werden und daher auch durch Ersatzzähne rascher ergänzt werden müssen. Wie wir nun beim Studium der tierischen Formbildung schon oft zu beobachten Gelegenheit hatten, treten Teile von Epithelmembranen, wenn sie lebhafter wuchern, aus ihrer Umgebung heraus und falten sich entweder nach aufsen oder nach innen ein.

An der Zahnleiste selbst ist der Bildungsprozefs der Zähne derselbe wie auf der freien Hautoberfläche. An ihrer dem Kieferknorpel (*k*) zugewandten, äufseren Seite entwickeln sich zahlreiche, neben- und hintereinandergelegene Papillen (*zp*), die wie die Hautpapillen in die Epidermis, so in das eingestülpte Epithel hineinwachsen. Dadurch entstehen in der Tiefe der Schleimhaut mehrere Zahnreihen; von ihnen eilen die vordersten in der Entwicklung den tiefer gelegenen voraus und brechen zuerst aus der Schleimhaut

hervor, um in Funktion zu treten; nach erfolgter Abnutzung werden sie abgestofsen und durch die hinter ihnen gelegenen, etwas später entwickelten und daher jüngeren Ersatzzähne verdrängt. Ein Zahnwechsel findet bei den Selachiern, sowie überhaupt bei den niederen Wirbeltieren während ihrer ganzen Lebensdauer statt; er ist ein unbeschränkter, indem in der Tiefe der Zahnleiste sich immer wieder neue Papillen anlegen (polyphyodont). Im Gegensatz hierzu ist der Zahnwechsel bei den höheren Wirbeltieren ein beschränkter und findet bei den meisten Säugetieren überhaupt nur einmal statt. Es werden an der Leiste hintereinander zwei Anlagen gebildet (diphyodont), eine für die Milchzähne und eine für die bleibenden Zähne.

Beim Menschen beginnt die Zahnentwicklung schon im zweiten Monat des Embryonallebens. Vom Epithel der Mundhöhle senkt sich am Ober- und Unterkieferbogen, wie auch bei anderen Säugetierembryonen (Fig. 193), eine Leiste (*zl*) (der Schmelzkeim älterer Autoren) in das zellenreiche, embryonale Bindegewebe hinein. Der Ort, von dem aus sie in die Tiefe geht (Fig. 193 u. 194),

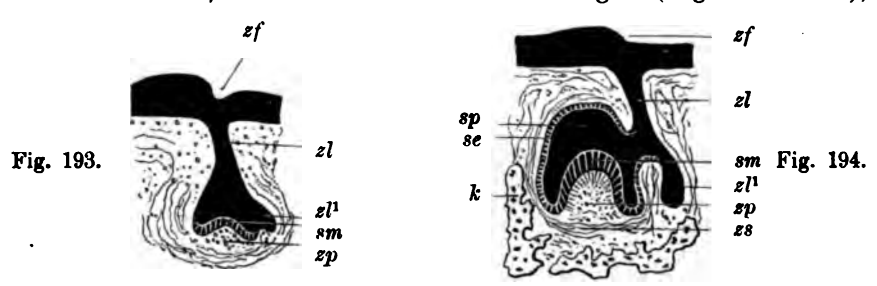


Fig. 193 u. 194. **Zwei Stadien in der Entwicklung der Zähne der Säugetiere.** Schematische Durchschnitte.
zf Zahnfurche, *zl* Zahnleiste, *zl*¹ unterster Teil der Zahnleiste, an welchem sich die Anlagen der Ersatzzähne bilden, *zp* Zahnpapille, *sm* Schmelzmembran, *sp* Schmelzpulpa, *se* äufseres Epithel des Schmelzorgans, *zs* Zahnsäckchen, *k* knöcherne Zahnalveole.

wird äufserlich durch eine Rinne, welche dem Kieferbogen parallel verläuft, durch die Zahnfurche (*zf*), gekennzeichnet.

Anfangs ist die Zahnleiste überall gleichmäfsig dünn und mit glatter Oberfläche gegen ihre Umgebung abgesetzt. Von einzelnen Zahnanlagen ist auf Durchschnitten noch nichts zu sehen. Dann beginnen an der nach aufsen gewandten Seite der Leiste an einzelnen Stellen die Epithelzellen zu wuchern und in regelmäfsigen Abständen voneinander so viele Verdickungen zu erzeugen, als Zähne entstehen sollen (Fig. 193 u. 195). Beim Menschen, dem 20 Milchzähne zukommen, beträgt ihre Anzahl je 10 im Ober- und Unterkiefer. Die Verdickungen nehmen nun die Form einer Kappe an (Fig. 194 u. 196) und lösen sich (beim Menschen von der 14. Woche an) nach und nach von der Aufsenfläche der Epithelleiste (*zl*) ab, mit Ausnahme eines Stranges, welcher mit ihr in einiger Entfernung von ihrer Kante in Zusammenhang bleibt. Da die Epithelwucherungen mit der Abscheidung des Schmelzes in Beziehung stehen, haben sie den Namen der Schmelzorgane erhalten. Während der Veränderungen am Epithel ist auch das benachbarte Bindegewebe nicht untätig geblieben (Fig. 193 u.

194). An der Basis jedes Schmelzorgans geraten die Bindegewebszellen in lebhafte Wucherung und erzeugen eine dem späteren Zahn entsprechend geformte Papille (*zp*). Diese wächst, wie die Papillen der Hautzähne in die Epidermis, in das Schmelzorgan hinein, welches eben dadurch die Form einer Kappe erhält. Darauf differenzieren sich in beiden Anlagen, soweit sie aneinander grenzen, die besonderen Schichten, von welchen die Bildung des Zahnbeins und des Schmelzes ausgeht: auf der Oberfläche der Papille (Fig. 194 *zp*) nehmen die Zellen Spindelform an und legen sich zu einer Art Epithelschicht, der Schicht der Zahnbildungszellen (Membrana eboris oder Elfenbeinhaut), zusammen. Von seiten des kappenartigen Schmelzorgans

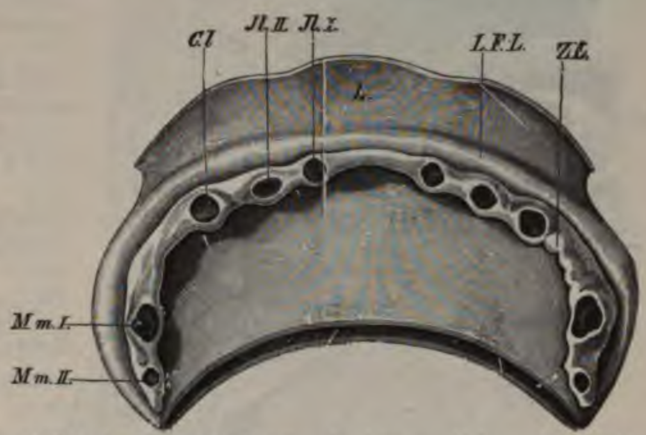


Fig. 195. **Abbildung eines Wachsmodells vom Epithelüberzug und der Zahnleiste des Oberkiefers eines 4 cm langen menschlichen Embryo.** Ansicht von der dem Bindegewebe zugekehrten Fläche des Epithels. Das Bindegewebe ist nicht mit dargestellt. Vergr. 12½ fach. Nach Röse.

Z.L. Zahnleiste, *L.F.L.* Lippenfurchenleiste, *L.* Lippe, *Jl.I.* u. *II.* Milchincisiven, *Cl.* Milchcanin, *Mm.I.* u. *II.* Milchmolaren.

wandelt sich die unterste Lage der Zellen, welche an die Papille unmittelbar angrenzt, zu sehr langen Cylindern um und wird zur Schmelzmembran (*sm*) (Membrana adamantina). Letztere wird an der Basis der Papille allmählich niedriger und geht hierauf in eine Lage mehr kubischer Elemente (*se*) über, welche die Oberfläche der Kappe gegen das Bindegewebe der Umgebung abgrenzt. Zwischen beiden Zellenlagen (dem äufseren und dem inneren Epithel Kölliker's) machen die übrigen Epithelzellen eine eigentümliche Metamorphose durch und liefern eine Art Gallertgewebe, die Schmelzpulpa (*sp*); sie scheiden nämlich eine schleim- und eiweifsreiche Flüssigkeit zwischen sich aus und werden selbst zu sternförmigen Zellen, die durch Ausläufer zu einem feinen Netz untereinander verbunden sind. Die Schmelzpulpa ist im fünften bis sechsten Monat am reichlichsten entwickelt und nimmt dann bis zur Geburt in demselben Mafse wieder ab, als sich die Zähne vergröfsern.

Das die ganze Anlage umhüllende Bindegewebe enthält reichliche Blutgefäfse, von denen auch Sprosse in die Papille hineindringen; es grenzt sich von der Umgebung etwas ab und wird als Zahnsäckchen unterschieden (Fig. 194 *zs*).

Die weichen Zahnanlagen vergröfsern sich bis zum fünften Monat der Embryonalentwicklung und nehmen hierbei die besondere Form der Zähne an, die aus ihnen hervorgehen sollen, der Schneide-, der Eck-,

der Backzähne. Dann erst beginnt die Verknöcherung in derselben Weise wie bei den Hautzähnen (Fig. 197). Es wird von den Odontoblasten (*o*) oder Elfenbeinzellen ein Zahnbeinkäppchen (*zb*) ausgeschieden, welches gleichzeitig von seiten der Schmelzmembran (*sm*) einen dünnen Überzug von Schmelz (*s*) erhält; hierauf lagern sich auf die ersten Schichten immer neue ab, bis die Zahnkrone fertig ist. Unter dem Druck der letzteren atrophiert die Schmelzpulpa (*sp*), die beim Neugeborenen nur noch einen dünnen Überzug bildet. Die Papille (*zp*) wandelt sich in ein gallertiges, Blutgefäfse (*g*) und Nerven enthaltendes Bindegewebe um und füllt als sogenannte Pulpa die

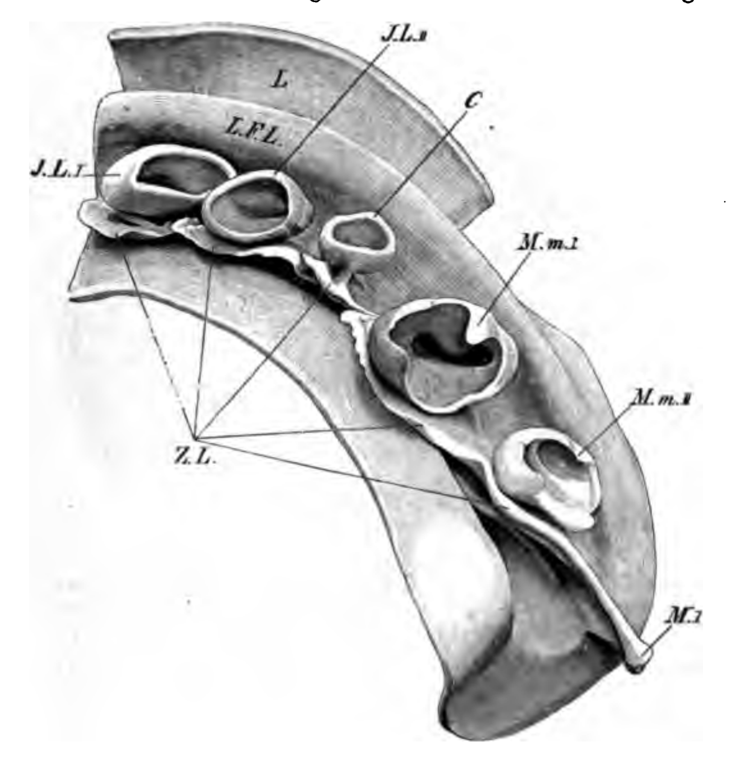


Fig. 196. **Abbildung eines Modells der durch Epithelwucherung entstandenen Teile der Zahnanlagen aus der linken Unterkieferhälfte eines 18 cm langen menschlichen Embryo.** Nach Röse. Vergr. 12½fach. *M.I.* Anlage des ersten bleibenden Molaren. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 195.

Zahnhöhle aus. Je gröfser die ganze Anlage wird, um so mehr hebt sie das die Kieferränder überziehende Zahnfleisch in die Höhe und verdünnt es allmählich. Schliefslich bricht der junge Zahn beim Neugeborenen durch und streift dabei den atrophisch gewordenen Rest des Schmelzorgans von seiner Oberfläche ab.

Jetzt ist auch die Zeit gekommen, in welcher die dritte feste Zahnsubstanz, das die Wurzel einhüllende Cement, entsteht. Soweit nämlich das Elfenbein keinen Überzug von Schmelz empfangen hat, beginnt das angrenzende Bindegewebe des Zahnsäckchens (*zs*), nachdem der Durchbruch der Zähne erfolgt ist, zu verknöchern und ein echtes, an Sharpeyschen Fasern reiches Knochengewebe zu liefern, welches zur festeren Verbindung der Zahnwurzel mit ihrer bindegewebigen Umgebung beiträgt.

Der Durchbruch der Zähne erfolgt gewöhnlich in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres mit einer gewissen Regelmäfsigkeit.

Zuerst brechen die inneren Schneidezähne des Unterkiefers im sechsten bis achten Monat durch; hierauf folgen nach einigen Wochen diejenigen des Oberkiefers nach. Die äufseren Schneidezähne erscheinen im siebenten bis neunten Monat, und zwar im Unterkiefer auch wieder etwas früher als im Oberkiefer. Meist zu Anfang des zweiten Lebensjahres kommen die vorderen Backzähne hervor, zuerst die des Unterkiefers; hierauf werden die Lücken in den beiden Zahnreihen ausgefüllt, indem in der Mitte des zweiten Jahres die Eck- oder Hundszähne das Zahnfleisch durchbrechen. Zuletzt erfolgt im 20.—24. Monat der Durchbruch der hinteren Backzähne, der sich aber auch bis ins dritte Lebensjahr verzögern kann.

Aufserordentlich frühzeitig, von der 17. Woche an, nehmen die Anlagen der Ersatzzähne neben denen der Milchzähne gleichfalls von der Epithelleiste ihren Ursprung. Letztere nämlich ist von der Stelle an, wo sich die Schmelzorgane der Milchzähne von ihr abgelöst haben und nur durch einen Epithelstrang, den Hals, in Verbindung geblieben sind, noch weiter in die Tiefe gewachsen (Fig. 193 u. 194 zl^1). Hier treten alsbald nahe der Kante der Leiste (Fig. 198 sm^2, zp^2) abermals kolbenförmige Epithelwucherungen und Zahnpapillen auf, die nach innen von den Säckchen der Milchzähne gelegen sind. Aufserdem entwickeln sich die Schmelzorgane der hinteren Backzähne (der Molarzähne), welche keinem Wechsel unterworfen sind, sondern überhaupt nur einmal angelegt werden, am rechten und linken Ende der beiden Epithelleisten, die sich seitlich immer weiter ausdehnen. In der 17. Woche legt sich der erste Molarzahn, im sechsten Monat nach der Geburt der zweite an. Der Weisheitszahn endlich entsteht durch Einstülpung einer Papille in das verdickte Leistenende durchschnittlich erst im fünften Lebensjahre (Röse).

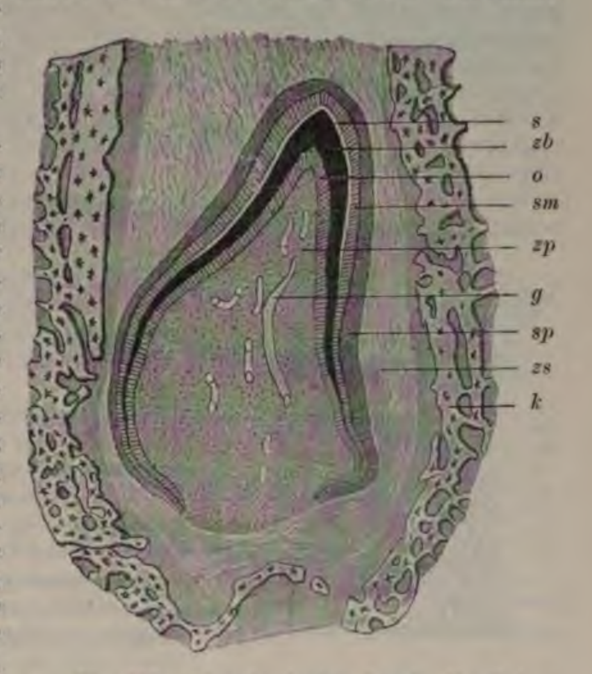


Fig. 197. **Durchschnitt durch die Zahnanlage eines jungen Hundes.**
k Knöcherne Zahnalveole, *zp* Zahnpapille, *g* Blutgefäfs, *o* Odontoblastenschicht (Elfenbeinmembran), *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *zs* Zahnsäckchen, *sp* Schmelzpulpa.

Die Epithelleiste, an welcher somit alle Milch- und bleibenden Zähne nacheinander ihren Ursprung genommen haben, wird von der 17. Woche an durch Wucherungen des Bindegewebes, zunächst im Bereich der Schneidezähne, hie und da durchbrochen und allmählich in eine siebartig durchlöcherte Platte umgewandelt (Röse).

Die Verknöcherung der zweiten Zahngeneration nimmt etwas vor der Geburt ihren Anfang. Es verknöchern die ersten grofsen Backzähne, worauf im ersten und zweiten Lebensjahre die Schneidezähne, Eckzähne etc. nachfolgen. Im sechsten Lebensjahre sind daher gleichzeitig 48 verknöcherte Zähne, und zwar 20 Milchzähne und 28 bleibende Zahnkronen, sowie vier noch zellige Anlagen der Weisheitszähne im Ober- und Unterkiefer enthalten.

Im siebenten Lebensjahre beginnt gewöhnlich der Zahnwechsel. Er wird dadurch eingeleitet, dafs unter dem Druck der heranwachsenden, neuen Generation die Wurzeln der Milchzähne einer Zerstörung und Aufsaugung anheimfallen. Man erhält hier genau dieselben Bilder wie beim Schwund des Knochengewebes, worüber die eingehenden Untersuchungen KÖLLIKERS vorliegen. Es entstehen an den Zahnwurzeln die bekannten HOWSHIPschen Grübchen, in welche grofse, vielkernige Zellen, die Ostoklasten oder Knochenzerstörer, eingebettet sind. Die Zahnkronen werden gelockert, indem sie den Zusammenhang mit den tieferen Bindegewebsschichten verlieren. Schliefslich werden sie dadurch, dafs die bleibenden Zähne unter

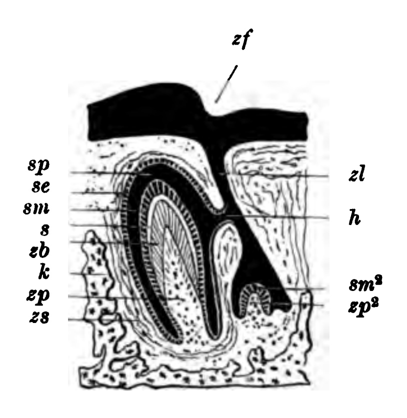


Fig. 198. **Schematischer Durchschnitt zur Entwicklung der Milchzähne und der bleibenden Zähne der Säugetiere.** Drittes an Fig. 193 u. 194 sich anschliefsendes Stadium.

zf Zahnfurche, *zl* Zahnleiste, *k* knöcherne Zahnalveole, *h* Hals, durch welchen das Schmelzorgan des Milchzahns mit der Zahnleiste *zl* zusammenhängt, *zp* Zahnpapille, *zp²* Zahnpapille des bleibenden Zahns, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *sm²* Schmelzmembran des bleibenden Zahns, *sp* Schmelzpulpa, *se* äufseres Epithel des Schmelzorgans, *zs* Zahnsäckchen.

Ausbildung ihrer Wurzeln aus den Kieferhöhlen hervorbrechen, in die Höhe gehoben und zum Ausfall gebracht.

Die bleibenden Zähne treten gewöhnlich in folgender Ordnung auf. Zuerst erscheinen im siebenten Jahre die ersten Molares, ein Jahr später die unteren mittleren Schneidezähne, welchen die oberen ein wenig später nachfolgen; im neunten Jahre brechen die seitlichen Schneidezähne durch, im zehnten Jahre die ersten Prämolares, im elften die zweiten Prämolares. Dann erst kommen im zwölften und dreizehnten Jahre die Eckzähne und die zweiten Molares zum Vorschein. Der Durchbruch der dritten Molares oder der Weisheitszähne unterliegt vielen Schwankungen; er kann im 17. Lebensjahre erfolgen, sich aber auch bis zum 30. verzögern. Zuweilen erhalten die Weisheitszähne überhaupt keine vollständige Ausbildung, so dafs auch das Hervorbrechen ganz unterbleibt.

2) Die **Zunge** entsteht nach den Untersuchungen von HIS bei menschlichen Embryonen aus einer vorderen und einer hinteren Anlage (Fig. 199). Die vordere Anlage (*T. imp.*) erscheint sehr frühzeitig als ein kleiner unpaarer Höcker (Tuberculum impar, HIS) an dem Boden der Mundhöhle in dem von den Unterkieferwülsten

umfafsten Raum. Sie wird zum Körper und zur Spitze der Zunge, indem sie bald beträchtlich in die Breite wächst und sich mit ihrem vorderen Rand frei über den Unterkiefer hervorschiebt (Fig. 200). Auf ihr erheben sich am Anfang des dritten Monats (HIS, KÖLLIKER, HINTZE) bereits schon einzelne Papillen. Die hintere Anlage (Fig. 199 *P.Z*) geht in die von Papillen freie, dagegen mit Balgdrüsen reichlich versehene Zungenwurzel über. Sie entwickelt sich aus zwei Wülsten in der Gegend, wo der zweite und dritte Schlundbogen in der Medianebene zusammentreffen. Vordere und hintere Anlage (Fig. 200) vereinigen sich in einer nach vorn offenen, V-förmigen Furche, die sich lange Zeit erhält. An derselben entlang legen sich die umwallten Papillen auf dem Körper der Zunge an. Wo die beiden Schenkel des V zusammenstofsen, findet sich eine tiefe Grube, das Foramen coecum, welches von HIS mit der Entstehung der gleich zu besprechenden Schilddrüse in Beziehung gesetzt wird.

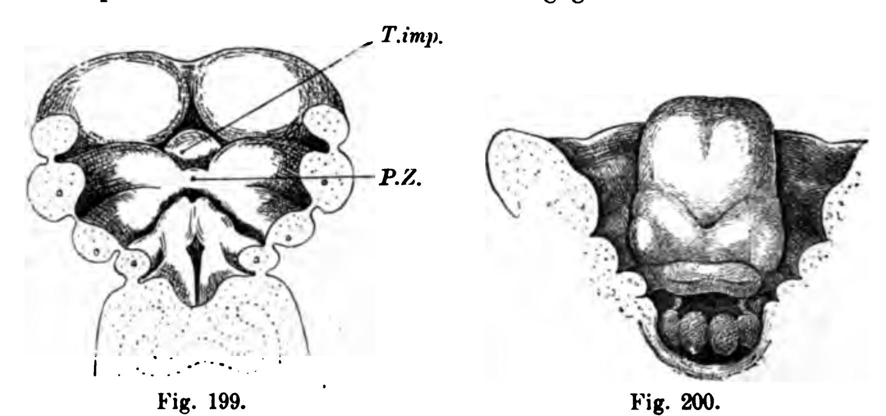


Fig. 199. Fig. 200.

Fig. 199. **Mundboden eines menschlichen Embryo.** Nach W. HIS. *T.imp.* Tuberculum impar (vordere Zungenanlage), *P.Z.* hintere Zungenanlage.

Fig. 200. **Zunge eines menschlichen Embryo von ca. 20 mm Nackenlänge.** Nach HIS, Menschliche Embryonen.

Die **Balgdrüsen der Zunge** entwickeln sich bei menschlichen Embryonen des achten Monats. In der Umgebung der Ausführgänge einzelner Schleimdrüsen wandern aus den Venen Leukocyten in allmählich steigender Menge in das fibrilläre Bindegewebe ein und verwandeln es in retikuläre Bindesubstanz (STÖHR).

3) Die Anlage der **Tonsille** läfst sich schon bei sehr jungen menschlichen Embryonen in einer kleinen Vertiefung erkennen, die, zwischen zweitem und drittem Schlundbogen gelegen und von einer Fortsetzung der Mundhöhlenschleimhaut ausgekleidet, der zweiten inneren Schlundtasche entspricht. Vom vierten Monat an treibt das Epithel zuerst hohle, später auch solide Sprossen, die sich erst nachträglich aushöhlen, in das unterliegende fibrilläre Bindegewebe hinein. Gleichzeitig dringen in dieses Leukocyten aus den Blutgefäfsen und beginnen es in der Umgebung der epithelialen Hohlräume diffus zu infiltrieren. Erst nach der Geburt, im Verlauf des ersten Lebensjahres, kommt es dann zu einzelnen dichteren Ansammlungen von Leukocyten und zur Sonderung wahrer Follikel (STÖHR).

4) Die **Speicheldrüsen** sind bereits schon im zweiten Monat nachweisbar. Zuerst erscheint die Anlage der Submaxillaris bei sechs Wochen alten menschlichen Embryonen (CHIEVITZ), später die Parotis in der achten Woche und zuletzt die Sublingualis.

B. Die aus dem Schlunddarm entstehenden Organe: Thymus, Schilddrüse, Kehlkopf und Lunge.

Während bei den kiemenatmenden Wirbeltieren die Schlundspalten zeitlebens sich erhalten und zur Atmung dienen, schliefsen sie sich bei allen Amnioten, sowie teilweise auch bei den Amphibien vollständig. Eine Ausnahme macht nur die erste, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen gelegene Spalte, die, zur Paukenhöhle und Ohrtrompete umgebildet, in den Dienst des Gehörorgans tritt, wo sie uns später noch beschäftigen wird. Ganz spurlos verschwinden indessen auch die übrigen Schlundspalten nicht. Aus Epithelstrecken derselben entstehen mehrere drüsige, in ihrer Funktion noch rätselhafte Organe der Halsgegend, die Thymus, die Schilddrüse und die postbranchialen Körperchen.

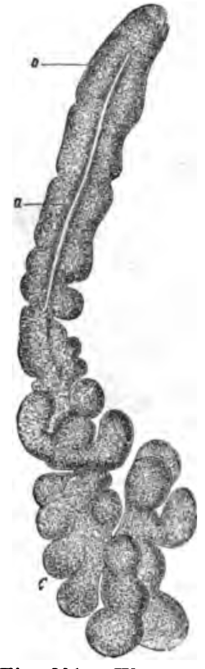


Fig. 201. Thymus eines Kaninchen-Embryo von 16 Tagen. Vergröfsert. Nach KÖLLIKER.
a Thymuskanal, *o* oberes, *c* unteres Ende des Organs.

1) Die **Thymus** leitet sich beim Menschen und bei den Säugetieren von einer ventralen Ausbuchtung des Epithels der dritten Schlundspalte her und ist in ihrer ersten Anlage schon bei menschlichen Embryonen von 6 mm Länge zu beobachten. Beim Verschlufs der Spalte bildet sich ein länglicher Epithelstreifen mit einem sehr engen Hohlraum und einer ziemlich dicken, aus vielen länglichen Epithelzellen zusammengesetzten Wandung; er wächst nach abwärts dem Herzbeutel entgegen und beginnt an diesem Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse zahlreiche rundliche Seitenäste zu treiben (Fig. 201 *c*) (KÖLLIKER). Diese sind von Anfang ihrer Entstehung an solid, während der am Hals gelegene, schlauchartige Teil (*a*) immer noch einen engen Hohlraum erkennen läfst. Die Sprossung dauert noch längere Zeit fort und greift dabei auf das entgegengesetzte Ende des ursprünglich einfachen Drüsenschlauchs über, bis das ganze Organ den ihm eigentümlichen, lappigen Bau angenommen hat. Gleichzeitig geht auch eine histologische Metamorphose vor sich: lymphoides Bindegewebe und Blutgefäfse wachsen in die dicken Epithelwandungen hinein und vernichten allmählich das einer acinösen Drüse gleichende Aussehen. Mehr und mehr gewinnen die lymphoiden, aus der Umgebung abstammenden Elemente beim Gröfserwerden des Organs die Oberhand; die Epithelreste sind schliefslich nur noch in den HASSALLschen konzentrischen Körpern aufzufinden. Die ursprünglich vorhandene, von der Einstülpung herrührende Höhlung geht verloren, und dafür erscheinen später neue, wohl durch Erweichung des Gewebes entstehende, unregelmäfsige Hohlraumbildungen.

Das weitere Schicksal der Thymus beim Menschen läfst zwei Perioden, eine der fortschreitenden und eine der rückschreitenden Entwicklung, erkennen. Die erste Periode reicht etwa bis in das zweite Lebensjahr hinein. Die Thymus der linken und rechten Seite rücken bei ihrer Vergröfserung in der Medianebene dicht zusammen und verschmelzen hier zu einem unpaaren, lappigen Organ, dessen doppelter Ursprung sich nur noch dadurch kundgibt, dafs es gewöhnlich aus zwei, durch Bindegewebe getrennten Seitenhälften zusammengesetzt ist. Es liegt vor dem Herzbeutel und vor den grofsen Gefäfsen hinter dem Brustbein und verlängert sich oft nach oben in zwei Hörner, die bis zur Schilddrüse reichen. Die zweite Periode zeigt uns das Organ in rückschreitender Metamorphose, die meist zu einem vollständigen Schwund führt, worüber das Nähere in den Lehrbüchern der Gewebelehre nachzulesen ist.

2) Die **Schilddrüse** findet sich an der vorderen Fläche des Halses und entwickelt sich in allen Klassen der Wirbeltiere in einer ziemlich übereinstimmenden, typischen Weise aus einer unpaaren, kleinen Ausbuchtung im Epithel der vorderen Schlundwand in der Medianebene und in der Gegend des zweiten Schlundbogens, in welcher auch die oben erwähnte (S. 199) hintere Anlage der Zunge gebildet wird. Sie löst sich darauf vollständig von ihrer Ursprungsstätte ab und verwandelt sich bei dem Menschen und den Säugetieren in ein mit enger Höhle versehenes Bläschen, das später seinen Hohlraum einbüfst.

An der Abschnürungsstelle in der Gegend des späteren Zungengrundes bleibt beim Menschen eine kleine Grube, das Foramen coecum, bestehen und setzt sich zuweilen sogar noch beim Erwachsenen in ein bis $2^1/_2$ cm langes, nach der Schilddrüse hinführendes Epithelrohr, den Ductus lingualis oder thyreoglossus fort (His).

In der weiteren Entwicklung der Schilddrüse sind zwei Stadien zu unterscheiden. Auf dem ersten Stadium wächst das Bläschen in zahlreiche cylindrische Stränge aus, die wieder seitliche Knospen treiben (Fig. 202). Indem sich diese untereinander verbinden, entsteht ein Netzwerk, in dessen Lücken sich Gefäfssprossen mit embryonalem Bindegewebe ausbreiten. Beim Hühnchen findet man die Schilddrüse auf diesem Stadium am neunten Tage der Bebrütung, bei Kaninchen-Embryonen, wenn sie etwa 16 Tage alt sind, beim Menschen im zweiten Monat. Auf dem zweiten Stadium zerfällt das Netzwerk der Epithelbalken durch einwachsendes embryonales Bindegewebe (Fig. 203) in die für die Schilddrüse charak-

Fig. 202. **Rechte Hälfte der Schilddrüse eines Schweine-Embryo von 22,5 mm Scheitel-Steifslänge.** Nach Born. Vergr. 80fach.
LS Laterale, postbranchiale Körperchen, *MS* Schilddrüse, *g* Blutgefäfse, *tr* Trachea.

teristischen Follikel. Diese vergröfsern sich später, namentlich beim Menschen dadurch, dafs von den Epithelzellen kolloide Substanz in beträchtlicher Menge in den Hohlraum ausgeschieden wird.

3) Die **postbranchialen Körperchen** finden sich, wie in vielen Wirbeltierklassen, so auch bei den Säugetieren und beim Menschen. Sie entstehen hier durch Ausstülpungen aus der Wand der letzten Schlundspalte (BORN), welche sich zu Bläschen abschnüren. Da sie sich weiterhin der Schilddrüse anlagern, wurden sie von WÖLFLER, STIEDA und BORN als paarige Anlagen derselben, Nebenschilddrüsen, die sich zur unpaaren hinzugesellen, gedeutet. VERDUN und MAURER traten dieser Ansicht neuerdings entgegen, da die postbranchialen Körper kein Schilddrüsengewebe liefern und sich meist rückbilden sollen. Ganz geklärt ist die Sachlage noch nicht. Hierüber sowie über das Vorkommen noch weiterer Epithelkörperchen, die vom Kiemenspaltengebiet abstammen, sowie über die Karotidendrüse vergleiche man den Artikel von MAURER in HERTWIGS Handbuch der vergl. und exp. Entwicklungslehre.

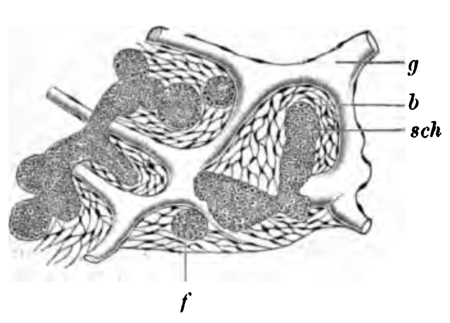


Fig. 203. **Schnitt durch die Schilddrüse eines Schaf-Embryo von 6 cm.** Nach W. MÜLLER.
sch Schlauchförmige Drüsenanlagen, *f* in Bildung begriffene Drüsenfollikel, *b* interstitielles Bindegewebe mit Blutgefäfsen (*g*).

4) Die **Lunge** mit ihren Ausführwegen (Kehlkopf und Luftröhre) entwickelt sich aus dem Schlunddarm, einer gelappten Drüse vergleichbar, in einer, wie es scheint, für alle amnioten Wirbeltiere ziemlich übereinstimmenden Weise. Unmittelbar hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage (Fig. 182 *Sd*) entsteht an der ventralen Seite des Schlunddarms als Anlage der Luftröhre eine Rinne (*Kk*), welche an ihrem proximalen Ende ein wenig ausgeweitet ist. Beim Hühnchen wird sie schon am Anfang des dritten Tages, beim Kaninchen am zehnten Tage nach der Befruchtung und beim menschlichen Embryo von 3,2 mm Länge bemerkbar. Hierauf wachsen aus ihrem erweiterten hinteren Ende (Fig. 182 u. 183) zwei kleine Schläuche (*Lg*), die Anlagen der beiden Lungenflügel, nach beiden Seiten hervor (beim Hühnchen in der Mitte des dritten Tages); zugleich schnürt sich die ventrale Rinne vom oberen Teil des Schlunddarms, welcher zum Anfang der Speiseröhre wird, von hinten nach vorn mehr und mehr ab, bis auf eine kleine Stelle, welche zum Eingang des Kehlkopfes wird. Letzterer läfst sich beim Menschen am Ende der fünften Woche als eine Anschwellung am Anfang der Luftröhrenanlage unterscheiden; seine Knorpel erhält er schon in der achten bis neunten Woche.

In der Umwandlung der primitiven Lungenschläuche, die, in eine dicke Schicht embryonalen Bindegewebes eingehüllt, in die vordere spaltförmige Verlängerung der Leibeshöhle hineinreichen, sind zwei Stadien beim Menschen und bei den Säugetieren zu unterscheiden. Das erste Stadium beginnt damit, dafs sich der Schlauch verlängert und am Ursprung aus der Luftröhre verdünnt, am anderen Ende dagegen erweitert. Dabei treibt er nach Art einer alveolären Drüse [beim Menschen vom Ende des ersten Monats an (HIS)] hohle Aus-

stülpungen, welche in die dicke Bindegewebshülle hineinwachsen und sich an ihrem blinden Ende wieder zu Bläschen erweitern. Die erste Sprossenbildung ist auf beiden Seiten eine unsymmetrische (Fig. 204), indem der linke Lungenschlauch zwei, der rechte drei knospenartige Auftreibungen liefert. Hiermit ist von Anfang an ein wichtiges Verhältnis in der Architektur der Lunge festgestellt, nämlich die Sonderung des rechten Flügels in drei, des linken in zwei Hauptlappen.

Die weitere Sprossung ist eine ausgeprägt dichotome (Fig. 180 u. 205). Sie geschieht in der Weise, dafs jedes Endbläschen (primitives Lungenbläschen), welches anfangs kuglig ist, sich an seiner der Anheftung gegenüber liegenden Wand abplattet und einschnürt (*lb*). So spaltet es sich gleichsam in zwei neue Lungenbläschen, die sich dann weiter in einen längeren Stiel (Seitenbronchus) und eine kuglige Erweiterung sondern. Indem sich ein derartiger Sprossungsprozefs noch längere Zeit, beim Menschen bis in den sechsten Monat, fortsetzt, entsteht ein kompliziertes Kanalsystem, der Bronchialbaum, der links und rechts mit einem Hauptbronchus in die Luftröhre einmündet und an seinen immer feiner werdenden Endzweigen mit kolbenförmigen Erweiterungen, den primitiven Lungenbläschen, besetzt ist. Letztere sind zuerst nur an der Oberfläche des Lungenflügels gelegen, während das Kanalwerk die Mitte einnimmt. Während der Sprossung rücken die an Volum sich vergröfsernden Lungen weiter nach abwärts in die Brusthöhlen hinein, treiben die seröse Auskleidung derselben vor sich her (Fig. 204 *bf*) und erhalten auf diese Weise ihren Brustfellüberzug (die Pleura pulmonalis oder das viscerale Blatt der Pleura); sie kommen dabei mehr und mehr links und rechts vom Herzen zu liegen.



Fig. 204. **Konstruktionsbild der Lungenanlage von einem menschlichen Embryo** (*Pr* His) **von 10 mm Nackenlänge.** Nach His.
lr Luftröhre, *br* rechter Bronchus, *sp* Speiseröhre, *bf* bindegewebige Hülle und Serosa (Brustfell), in welche die epitheliale Lungenanlage hineinwächst, *O, M, U* Anlage des rechten oberen, des mittleren, des unteren Lungenlappens, *O*¹, *U*¹ Anlage des oberen und des unteren Lappens von der linken Lunge.



Fig. 205. **Konstruktionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo** (*N* His). Nach His. Vergr. 50fach.
Ap Arteria pulmonalis, *lr* Luftröhre, *sp* Speiseröhre, *lb* Lungenbläschen in Teilung, *O* rechter oberer Lungenlappen mit zuführendem, eparteriellem Bronchus, *M, U* rechter mittlerer und unterer Lungenlappen, *O*¹ linker oberer Lungenlappen mit zuführendem, hyparteriellem Bronchus, *U*¹ linker unterer Lungenlappen.

Auf dem zweiten Stadium nimmt das bis jetzt nach dem Typus einer traubenförmigen Drüse gebaute Organ die charakteristische Lungenstruktur an, beim Menschen vom sechsten Monat an. Es entstehen an den feinen Endröhrchen des Bronchialbaumes, den Alveolargängen, sowie an ihren endständigen, blasenartigen Erweiterungen dicht beieinander sehr zahlreiche, kleine Aussackungen, welche sich im Unterschied zu früher von der Ursprungsstelle nicht abschnüren; sie stellen die Luftzellen oder Lungenalveolen dar, deren Gröfse beim Embryo eine drei- bis viermal geringere als beim Erwachsenen ist.

Die epitheliale Auskleidung der Lunge bildet sich in den einzelnen Abschnitten während der Entwicklung in verschiedener Weise um. Im gesamten Bronchialbaum nehmen die Epithelzellen an Höhe zu, gewinnen teils eine cylindrische, teils eine kubische Form und bedecken sich vom vierten Monat an (Kölliker) auf ihrer freien Oberfläche mit Flimmern. In den Luftbläschen dagegen platten sich die nur in einer Schicht angeordneten Zellen mehr und mehr ab und werden beim Erwachsenen so dünn, dafs man früher das Vorhandensein eines Epithelüberzugs ganz in Abrede stellte. Sie nehmen dann eine ähnliche Beschaffenheit wie Endothelzellen an; wie bei diesen sind ihre gegenseitigen Grenzen nur nach Behandlung mit dünnen Silberlösungen nachzuweisen.

C. Die aus der Wand von Magen und Darm entstehenden Organe. Leber und Pankreas. Kleinere Drüsen. Follikel und Zotten.

1) Die **Leber.** In dem Abschnitt, der über die Leber handelt, ist nicht nur auf die Entwicklung des Drüsenparenchyms, sondern auch der verschiedenen Leberbänder einzugehen; mit diesen ist sogar zu beginnen, da sie sich von einem Gebilde herleiten, welches entwicklungsgeschichtlich älter als die Leber ist, nämlich von einem ventralen Mesenterium oder Darmgekröse. Ein solches sollte man im Hinblick auf die paarige Entstehung der Leibeshöhle in der ganzen Länge des Darmkanals an seiner ventralen Seite in derselben Weise wie an seiner Rückenseite entwickelt finden. Anstatt dessen trifft man es nur an einer Strecke, welche vom Schlund bis zum Ende des Zwölffingerdarms reicht, und gewinnt es hier eine besondere Bedeutung noch dadurch, dafs in sein Gewebe mehrere ansehnliche Organe eingebettet werden: nach vorn das Herz mit den das Blut zu ihm zurückführenden Gefäfsen, mit dem Endstück der Venae omphalomesentericae und der Vena umbilicalis, unmittelbar dahinter die Leber mit ihrem Ausführgang und ihren Gefäfsen.

Der Teil, welcher auf einem frühen Entwicklungsstadium das Herz einschliefst, heifst Mesocardium anterius und posterius oder Herzgekröse (siehe Herzentwicklung); der nach hinten sich anschliefsende Abschnitt (Fig. 206) mag, da er von der kleinen Kurvatur des Magens und von dem Duodenum (*du*) zur vorderen Rumpfwand ausgeht, als vorderes Magen- und Duodenalgekröse (*lhd*+*ls*) besonders unterschieden werden. Zu ihm verlaufen in der vorderen Bauchwand und von der Seite her die weiten Venae omphalomesentericae, um in den Venensinus des Herzens einzumünden. Sie erzeugen dabei eine in die Leibeshöhle weit vorspringende Falte, die

senkrecht zum ventralen Darmgekröse steht, das wichtige Septum transversum, mit welchem wir uns im XII. Kapitel bei der Entwicklung des Zwerchfells noch eingehender beschäftigen werden. Auf diese Weise kommt eine zellenreiche Gewebsmasse zustande, welche sich zwischen Bauchwand und die genannten Darmabschnitte hineinschiebt und die Leibeshöhle in dieser Gegend auch später als eine paarige Bildung erscheinen läfst.

Im vorderen Darmgekröse beginnt sich die Leber schon sehr frühzeitig nach einem Schema zu entwickeln, welches in der Reihe der Wirbeltiere nur einige unwesentliche Modifikationen zeigt. Überall bildet sich zuerst an der ventralen Wand des Duodenum eine longitudinale, rinnenförmige Ausbuchtung, welche in das ventrale Mesenterium eindringt und nach vorn fast bis an den Sinus venosus des Herzens heranreicht (Fig. 70 *l*). In dieser einfachsten Form erhält sich die Leber dauernd beim Amphioxus lanceolatus, bei welchem sie unmittelbar hinter der Kiemenregion als Anhang des Darmkanals aufzufinden ist.



Fig. 206. **Schema (Querschnittsbild) zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse des Duodenum, des Pankreas und der Leber und des zu ihnen gehörigen Bandapparates.**
HR Hintere Rumpfwand, *du* Duodenum, *p* Pankreas, *l* Leber, *dms* dorsales Mesenterium, *lhd* Ligamentum hepato-duodenale, *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.

An der primitiven Leberanlage kann man bald, wie die schönen Untersuchungen von Brachet ergeben haben, einen vorderen und einen hinteren Abschnitt als Pars hepatica und Pars cystica voneinander unterscheiden. Der erstere liefert durch Wucherungen seiner Wand das Parenchym der Leberzellen, der letztere dagegen wird zu der Gallenblase und ihrem Ausführungsgang. Beide beginnen sich voneinander dadurch deutlicher zu sondern, dafs sie als Schläuche aus der rinnenförmigen Ausbuchtung hervorwachsen.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung schnürt sich die als primitive Leberanlage oben beschriebene Rinne von vorn und hinten von der Darmwand ab und wandelt sich in einen breiten, kurzen Stiel, den Ductus choledochus, um. Mit ihm bleibt die vordere Anlage, welche zur eigentlichen Leber wird (der craniale Lebergang), durch den Ductus hepaticus, die hintere Anlage, welche die Gallenblase liefert, durch den Ductus cysticus in Verbindung. Indem der Ductus choledochus später stark in die Länge wächst, entfernt sich die Leber weiter von ihrer Ursprungsstätte. — Das Leberparenchym entwickelt sich allein aus dem cranialen Lebergang nach Art einer verzweigten, tubulösen Drüse, welche dadurch, dafs die Drüsenschläuche sich frühzeitig zu einem engen Netz verbinden, einen besonderen Charakter aufgeprägt erhält. Aus der Wand des Leberganges treiben zahlreiche Knospen hervor, die bei einigen Wirbeltieren (Amphibien, Selachiern) gleich von Anfang an hohl, bei anderen (Vögel, Säugetiere, Mensch) solid sind. Eingebettet in die embryonale Bindesubstanz des vorderen Darmgekröses, wachsen sie hier zu hohlen Röhren, dort zu soliden Cylindern aus. Dieselben bedecken sich auch ihrerseits alsbald mit entsprechenden seitlichen Fortsätzen und so fort. Indem diese einander entgegenwachsen und, wo sie sich treffen

(Fig. 207 *lc*), verschmelzen, entsteht ein dichtes Netzwerk hohler Drüsenkanälchen oder solider Lebercylinder in der gemeinsamen bindegewebigen Grundlage.

Gleichzeitig mit dem epithelialen Netzwerk bildet sich in seinen Lücken ein Netzwerk von Blutgefäfsen (*g*). Aus der Vena omphalomesenterica, die, wie schon bemerkt wurde, dem Leberschlauch anliegt, wachsen zahlreiche Sprossen hervor und verbinden sich untereinander, indem sie Seitenäste treiben, in entsprechender Weise wie die Lebercylinder. In diesem Zustand findet man die Leber beim Hühnchen am sechsten Tage. Sie ist jetzt schon zu einem ziemlich voluminösen Organ geworden, welches ebenso wie bei den Säugetieren und dem Menschen am ventralen Mesenterium einen in die linke und einen in die rechte Leibeshöhle vorspringenden Wulst erzeugt (Fig. 206).

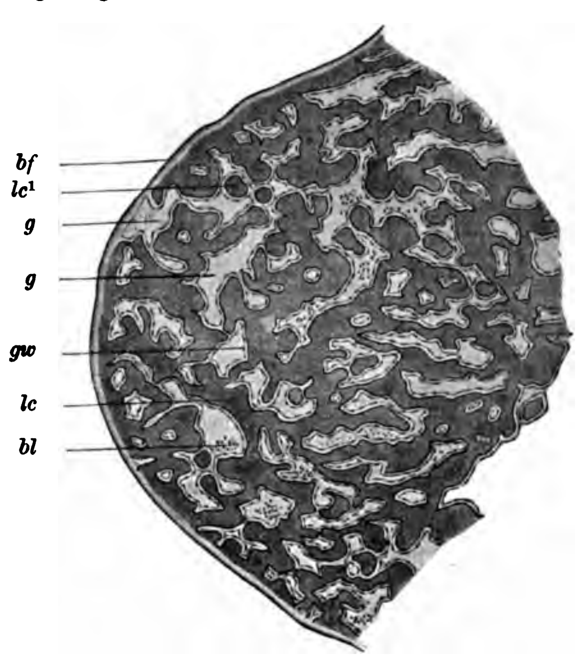


Fig. 207. **Durchschnitt durch die Leberanlage eines Hühnchens am sechsten Tage der Bebrütung.** Schwach vergröfsert.
lc Netzwerk der Lebercylinder, *lc*[1] Lebercylinder quergeschnitten, *g* Blutgefäfse, *gw* Gefäfswand (Endothel), *bl* Blutkörperchen, *bf* Bauchfellüberzug der Leber.

Eine weitere Massenzunahme der Leber erfolgt in der Weise, dafs von den netzförmig verbundenen Lebercylindern neue Seitenäste hervorsprossen und Anastomosen eingehen, wodurch fortwährend neue Maschen gebildet werden. Hiermit sind die wesentlichen Teile der Leber in der Anlage vorhanden: 1) die sekretorischen Leberzellen und die Gallengänge, 2) der Bauchfellüberzug und der Bandapparat, welche beide vom ventralen Darmgekröse herrühren. Die zum definitiven Zustand führenden Veränderungen dieser Teile sind jetzt noch in das Auge zu fassen.

Das Netzwerk der bald hohlen, bald soliden Lebercylinder wandelt sich in einer doppelten Weise um. Ein Teil wird zu den Ausführungsgängen (den Ductus biliferi). In den Fällen, in denen anfangs die Lebercylinder solid erscheinen, beginnen sie sich auszuhöhlen und ihre Zellen sich zu einem kubischen oder cylindrischen Epithel um das Lumen herum anzuordnen. Hierbei müssen einzelne Zweige des Netzwerks sich zurückbilden. Denn während ursprünglich alle Lebercylinder untereinander durch Anastomosen zusammenhängen, ist dies bei den Gallengängen des Erwachsenen, wie KÖLLIKER bemerkt, nicht mehr der Fall, mit Ausnahme der Leberpforte, wo sich die be-

kannten Gallengangsgeflechte finden. — Der übrige Teil des Netzwerks liefert das sekretorische Parenchym der Leberzellen. Der während der Entwicklung so deutlich hervortretende Charakter einer netzförmigen, tubulösen Drüse ist auch am ausgebildeten Organ bei niederen Wirbeltieren, wie bei Amphibien und Reptilien, noch zu erkennen. Die Drüsenröhrchen, die gleich bei ihrer Entstehung hohl angelegt werden, zeigen auch später ein aufserordentlich enges, nur durch künstliche Injektion nachweisbares Lumen, welches auf Querschnitten von etwa 3—5 Leberzellen umgeben wird. Durch ihre vielfältigen Anastomosen erzeugen sie ein aufserordentlich dichtes Netzwerk, dessen enge Zwischenräume von einem Netzwerk von Blutgefäfskapillaren mit sehr geringfügigen Mengen von Bindesubstanz ausgefüllt werden. Bei den höheren Wirbeltieren (Vögel, Säugetiere, Mensch) tritt später der tubulöse Drüsenbau sehr in den Hintergrund; es gewinnt die Leber eine komplizierte Struktur, über welche in Lehrbüchern der Histologie das Nähere nachzulesen ist.

Was endlich noch den Bandapparat und die Form- und Gröfsenverhältnisse der Leber bis zur Geburt anbetrifft, so ist der Bandapparat, wie schon im Eingang bemerkt wurde, in dem ventralen Darmgekröse vorgebildet. Dadurch, dafs in letzteres der craniale Leberschlauch vom Duodenum aus hineinwächst und durch fortgesetzte Sprossung den rechten und den linken Leberlappen erzeugt (Fig. 206 u. 208), wird es in drei Abschnitte zerlegt: 1) in einen mittleren Teil, der für beide Leberlappen den Bauchfellüberzug liefert, 2) in ein Band, das von der vorderen konvexen Leberfläche in sagittaler Richtung zur Bauchwand bis zum Nabel geht und in seinem freien Rand die später obliterierende Nabelvene einschliefst (Ligamentum suspensorium und L. teres hepatis) (Fig. 206 u. 208 *ls*), 3) in ein Band, das von der entgegengesetzten konkaven Leberfläche, von der Pforte, sich zum Duodenum und der kleinen Magenkurvatur begibt und den Ductus choledochus und die zur Leber führenden Gefäfse enthält (Omentum minus, das in das Ligamentum hepato-gastricum und hepato-duodenale zerfällt) (Fig. 206 *lhd* u. Fig. 208 *kn*).

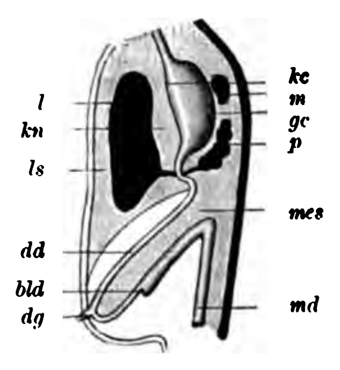


Fig. 208. **Schema zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse von Leber, Magen, Duodenum, Pankreas und Milz und von dem dazu gehörigen Bandapparat.** Die Organe sind auf einem Längsdurchschnitt zu sehen.
l Leber, *m* Milz, *p* Pankreas, *dd* Dünndarm, *dg* Dottergang, *bld* Blinddarm, *md* Mastdarm, *kc* kleine Kurvatur, *gc* grofse Kurvatur des Magens, *mes* Mesenterium, *kn* kleines Netz (Lig. hepato-gastricum und hepato-duodenale), *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.

Das kleine Netz oder Omentum minus verliert bald seine ursprünglich sagittale Stellung und dehnt sich zu einer dünnen, von links nach rechts ausgespannten Membran (Fig. 187 *kn*) dadurch aus, dafs der Magen die früher beschriebene Drehung erleidet und in die linke Bauchhälfte rückt, während sich die Leber mehr in die rechte Bauchhöhle hinein entwickelt. Infolge der Bildung der Leber und des kleinen Netzes erfährt der durch die Drehung des Magens entstandene grofse Netzbeutel noch einen Zuwachs, der als sein Vor-

raum (Atrium bursae omentalis) bezeichnet wird. Denn es gesellt sich zu ihm noch der Teil der Leibeshöhle, welcher hinter Leber und kleinem Netz gelegen ist und bekanntlich beim Erwachsenen nur noch einen engen, unter dem Ligamentum hepato-duodenale gelegenen Zugang (das WINSLOWsche Loch) besitzt. (Über die Entwicklung des Kreuzbandes der Leber siehe einen späteren Abschnitt, der vom Zwerchfell, Kapitel XII, handelt.)

Was die Form- und Gröfsenverhältnisse, welche die Leber bis zur Geburt darbietet, betrifft, so sind hier zwei Punkte beachtenswert. Erstens gewinnt frühzeitig die Leber eine ganz aufserordentliche Gröfse; zweitens entwickelt sie sich mit ihren beiden Lappen anfangs ganz symmetrisch. Im dritten Monat nimmt sie fast die ganze Leibeshöhle ein, reicht mit ihrem freien, scharfen Rande, an welchem sich zwischen beiden Lappen ein tiefer Einschnitt bemerkbar macht, bis nahe zur Leistengegend herab und läfst hier nur eine kleine Strecke frei, in welcher bei Eröffnung der Leibeshöhle Dünndarmschlingen zu sehen sind. Sie ist ein sehr blutgefäfsreiches Organ, da ein grofser Teil des vom Mutterkuchen zum Herzen zurückströmenden Blutes durch sie hindurchgeht. Zu dieser Zeit beginnt, wenn auch in einem geringen Grade, die Abscheidung von Galle, welche in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft zunimmt. Infolgedessen füllt sich der Darm nach und nach mit einer bräunlich-schwarzen Masse, dem Kindspech oder Meconium, an, einem Gemisch von Galle mit Schleim und abgelösten Epithelzellen des Darms, zu denen sich noch verschlucktes Amnionwasser mit Epidermisschüppchen und Hauthaaren hinzugesellt.

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird das Wachstum der beiden Leberlappen ein ungleichmäfsiges und bleibt der linke an Gröfse hinter dem rechten mehr und mehr zurück. Vor der Geburt ragt die Leber mit ihrem unteren Rande noch eine Strecke weit über die Rippenknorpel fast bis zum Nabel nach abwärts. Nach der Geburt verliert sie rasch an Gröfse und Gewicht infolge des durch den Atmungsprozefs veränderten Blutkreislaufs. Denn es fällt jetzt der Blutstrom weg, der sich während des embryonalen Lebens von der Nabelvene in die Leber abgezweigt hat. Zur Zeit des postembryonalen Wachstums vergröfsert sich auch die Leber noch weiter, aber weniger als der Körper im ganzen genommen, so dafs ihr relatives Gewicht eine stetige Abnahme erfährt.

2) Die **Bauchspeicheldrüse (Pankreas)** ist in der letzten Zeit der Gegenstand sehr zahlreicher entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewesen, welche für alle Wirbeltierklassen ein im ganzen übereinstimmendes Ergebnis geliefert haben. Sie entsteht mit ihren Ausführgängen aus drei Ausstülpungen des Darmdrüsenblattes, von denen eine aus der dorsalen Wand, die zwei anderen aus der ventralen Wand des Duodenum hervorwachsen. Die drei Schläuche dringen in das dorsale Mesenterium hinein, wo sie hohle, sich verästelnde Seitensprossen abgeben (Fig. 206, 208 *p*).

Im einzelnen ist noch folgendes für die Säugetiere zu bemerken: Die Ausstülpung aus der dorsalen Wand des primitiven Duodenum entsteht bei 4 mm langen Schaf-Embryonen; sie bleibt mit ihrem Ursprungsort beim weiteren Wachstum in Verbindung durch einen Ausführgang, der dem Ductus Santorini entspricht. Etwas später (bei 4,5 mm langen Embryonen) treten auch noch an der ventralen Seite

des Duodenum nahe der primitiven Leberanlage und links und rechts von ihr zwei Ausstülpungen auf, die ventralen Pankreasanlagen. Sie lösen sich vom Darm ab bis auf einen Gang, der zum Ductus Wirsungianus wird. Durch eine Drehung des Duodenum um seine Längsachse kommen ventrale und dorsale Pankreasanlagen näher aneinander zu liegen und verschmelzen zu einem einzigen Drüsenkörper. Dabei kommen auch Verbindungen zwischen ihrem ventralen und dorsalen Ausführungsgang, dem Ductus Wirsungianus und Ductus Santorini, zustande. Aus diesem primitiven Zustande erklären sich drei verschiedene Kombinationen in der definitiven Anordnung der Ausführgänge des Pankreas.

1) Es erhalten sich die doppelten Ausführgänge der dorsalen und der ventralen Anlage (Pferd und Hund). 2) Der dorsale Ausführgang bildet sich zurück, und das Sekret des dorsal entstandenen Drüsengewebes wird durch die oben erwähnten Anastomosen in den ventralen Gang geführt. Dieser Zustand findet sich beim Schaf und gewöhnlich auch beim Menschen. Nur ausnahmsweise erhält sich bei diesem neben dem Ductus Wirsungianus noch ein Nebenausführgang, der Ductus Santorini. 3) Der ventrale Ausführgang ist zurückgebildet (Rind und Schwein). Das Pankreas mündet getrennt und entfernt vom Ductus choledochus in das Duodenum ein.

Aus den mitgeteilten, entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen wird es auch verständlich, dafs das Pankreas, obwohl es zum gröfsten

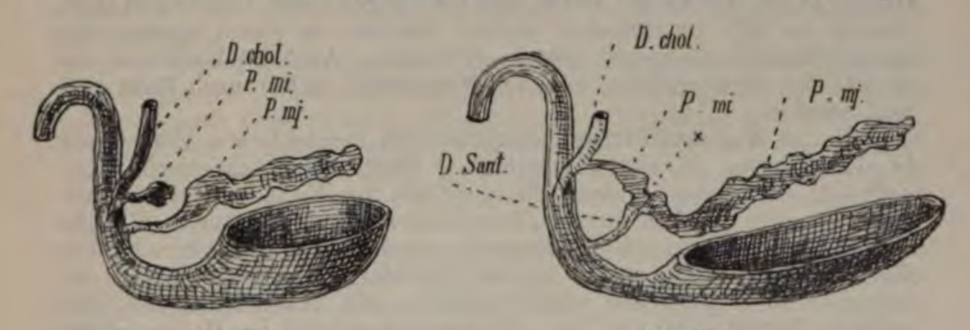


Fig. 209 u. 210. **Zwei Rekonstruktionen des Duodenum mit Pankreasanlagen.** Nach Hamburger.

Fig. 209 **eines fünfwöchentlichen**, Fig. 210 **eines sechswöchentlichen menschlichen Embryo.**

D.chol. Ductus choledochus, *P.mi.* kleine Pankreasanlage, *P.mj.* grofse Pankreasanlage, *D.Sant.* Ductus Santorini, *x* Verschmelzung beider Pankreasanlagen.

Teil aus der dorsalen Wand des Duodenum entstanden ist, trotzdem ventralwärts und gemeinsam mit dem Ductus choledochus vermittelst des Ductus Wirsungianus auf der Vaterschen Papille ausmündet.

Mit diesen Angaben stimmen auch die Untersuchungsergebnisse bei menschlichen Embryonen überein. Bei einem fünfwöchentlichen Embryo findet sich aufser einer grofsen, dorsalen Pankreasanlage noch ein kleines, ventrales Pankreas, das mit dem Ductus choledochus zusammen in den Zwölffingerdarm einmündet (Fig. 209). Bei einem Embryo von sechs Wochen haben sich beide Anlagen miteinander vereinigt (Fig. 210). (Siehe auch Fig. 182 u. 183.) Es wird dadurch ein

kleiner, länglicher Drüsenkörper gebildet (Fig. 210 u. 184 *p*), welcher mit seinem dem Ursprung abgewandten Ende nach oben in das Mesogastrium hineingedrungen und so mitten zwischen der grofsen Magenkurvatur und der Wirbelsäule frei beweglich gelagert ist. Infolgedessen mufs das Pankreas die Lageveränderungen mit durchmachen, welche der Magen mit seinem Gekröse erfährt. Bei sechswöchentlichen Embryonen fällt seine Längsachse noch nahezu mit der Längsachse des Körpers zusammen. Dann erfährt es allmählich eine Drehung (Fig. 187 *p*), durch welche sein Endteil in die linke Körperhälfte rückt, bis schliefslich die Längsachse des Organs in die Querachse des Körpers wie beim Erwachsenen zu liegen kommt. Hier bettet sich der Kopf in die hufeisenförmige Windung des Duodenum ein, während das Schwanzende bis zur Milz und linken Niere reicht.

Da die Bauchspeicheldrüse sich in das Mesogastrium hinein entwickelt hat (Fig. 184, 187, 208), besitzt sie in der ersten Hälfte des Embryonallebens ein Gekröse, an welchem sie die oben beschriebene Drehung durchmacht. Das Gekröse geht aber schon vom fünften Monat an verloren. (Vgl. Schema 188 u. 189 *p*.) Denn sowie die Drüse ihre Querstellung eingenommen hat, legt sie sich der hinteren Rumpfwand fest an und verliert alsbald ihre freie Beweglichkeit, indem ihr Bauchfellüberzug und ihr Gekröse mit dem anliegenden Teil des Bauchfells fest verlöten (Fig. 189 gn^4). Auf diese Weise ist beim Menschen das Pankreas, welches sich als ein intraperitoneales Organ, gleich der Leber, entwickelt hat, durch einen Verschmelzungsprozefs der sich berührenden serösen Flächen zu einem sogenannten extraperitoneal gelegenen Organ geworden. Auch ist hierdurch der Ansatz des Mesogastrium von der Wirbelsäule weiter nach links verlegt worden.

3) Die **Magensaftdrüsen** beginnen bei menschlichen Embryonen in der zehnten Woche aufzutreten. Durch charakteristische Anordnung der Zellen bilden sich innerhalb des Epithels kleine Grübchen aus, von welchen etwas später mehrere kleine Schläuche (Tubuli) in das darunter liegende Bindegewebe hineinwachsen. Erstere stellen den Ausführgang, der von hohen Cylinderzellen ausgekleidet ist, letztere die eigentlichen sezernierenden, mit kubischen Zellen versehenen Drüsenschläuche dar. Belegzellen werden im Drüsenepithel erst gegen das Ende des vierten Monats unterscheidbar. Die Zahl der Drüsenschläuche, die in einem Magengrübchen einmünden, ist im embryonalen Leben eine gröfsere als nach der Geburt. Im siebenten fötalen Monat beläuft sie sich auf etwa sieben, nach der Geburt nimmt sie allmählich bis zur Zeit der Pubertät ab, bis beim Erwachsenen schliefslich nur drei Tubuli in ein Grübchen einmünden.

4) **Lieberkühnsche Drüsen und Zotten** beginnen sich bei menschlichen Embryonen nach den Angaben von Sedgwick Minot gegen Ende des zweiten Monats zu entwickeln. Die Zöttchen werden schon im dritten Monat von einem hohen Cylinderepithel überzogen. Die jetzt auch in der Umgebung ihrer Basis auftretenden Drüsen sind kurze, hohle Ausstülpungen des Darmdrüsenblattes, „deren Länge im Vergleich zu der der Zotten lange Zeit unbedeutend ist". In ihnen, und zwar in späteren Zeiten der Entwicklung nur am Drüsengrund, trifft man ausschliefslich Kernteilungsfiguren an, so dafs in ihnen die hauptsächlichen Wachstumscentren für das Drüsen- und überhaupt für das Darmepithel gegeben sind (Flemming, Bizzozero).

Während des embryonalen Lebens werden auch auf der Dickdarmschleimhaut einzelne Zöttchen entwickelt, beginnen sich aber vor der Geburt wieder zurückzubilden.

5) Die **Darmfollikel** lassen sich bei menschlichen Embryonen aus dem fünften Monat schon sehr deutlich erkennen. Nach den Untersuchungen von STÖHR bilden sich im bindegewebigen Teil der Schleimhaut schärfer abgegrenzte Ansammlungen von Leukocyten zwischen den bindegewebigen Elementen aus. Mit ihrer Kuppe berühren sie das Epithel der Darmoberfläche, ohne dafs jedoch hierbei engere Beziehungen zwischen Knötchen und Darmdrüsen zustande kommen.

Betreffs der Entwicklung der Milz wird auf Kapitel XII verwiesen.

Repetitorium zu Kapitel IX.

A. Öffnungen des Darmkanals.

1) Die ursprünglich vom Einstülpungsprozefs des inneren Keimblattes herrührende Öffnung des Darmkanals, der Urmund, schliefst sich vollständig bis auf zwei Stellen, den Canalis neurentericus und den After.

2) Der Canalis neurentericus stellt am hinteren Ende des Embryo eine Zeitlang eine Verbindung zwischen Nervenrohr und Urdarm her; er schwindet später gleichfalls durch Verwachsung seiner Wandungen.

3) Der After ist ein Rest des Urmunds. Er leitet sich her aus einer kleinen Strecke desselben, die noch etwas weiter nach hinten vom Canalis neurentericus gelegen ist. (Aftergrube, Aftermembran.)

4) Das Darmrohr erhält neue Öffnungen nach aufsen (Schlundspalten) dadurch, dafs seine Wandungen an einzelnen Stellen mit der Rumpfwand verschmelzen, dafs darauf die Verschmelzungsstellen sich verdünnen und einreifsen.

5) Die Schlundspalten entstehen zu beiden Seiten der späteren Halsgegend des Rumpfes, meist fünf bis sechs Paar bei niederen Wirbeltieren, vier Paar bei Vögeln, Säugetieren und beim Menschen. (Bildung äufserer und innerer Schlundfurchen; Einreifsen der Verschlufsplatte.)

6) Bei wasserbewohnenden Wirbeltieren dienen die Schlundspalten zur Kiemenatmung (Entwicklung von Kiemenblättchen durch Faltenbildung des Schleimhautüberzugs); bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren schliefsen sie sich wieder und verschwinden mit Ausnahme des oberen Teils der ersten Spalte, welche bei der Entwicklung des Gehörorgans eine Verwendung findet (äufseres Ohr, Paukenhöhle, Eustachische Röhre).

7) Der Mund entwickelt sich am embryonalen Kopfende aus einer unpaaren Einstülpung der Epidermis, welche der blind geschlossenen Kopfdarmhöhle als Mundbucht entgegenwächst, und durch Einreifsen der beide Höhlen trennenden primitiven Rachenhaut. (Primitives Gaumensegel.)

8) Der sich vom After bis zum hinteren Körperende (Schwanzteil des Rumpfes) fortsetzende, postanale Darm oder der Schwanzdarm verkümmert später und verschwindet vollständig, so dafs dann der After das Ende, wie der Mund den Anfang des Darms bezeichnet.

B. Sonderung des Darmrohrs und seines Gekröses in einzelne Abschnitte.

1) Der Darm ist ursprünglich ein vom Mund zum After gerade verlaufendes Rohr, an welchem etwa in seiner Mitte der Dottersack (Nabelbläschen) durch den Dottergang (Darmstiel) befestigt ist.

2) Der Darm ist erstens durch ein dünnes, dorsales Gekröse (Mesenterium) mit der Wirbelsäule seiner ganzen Länge nach verbunden und hängt zweitens auch noch mit der vorderen Rumpfwand bis zur Nabelgegend durch ein vorderes Darmgekröse zusammen (Mesocardium anterius und posterius, vorderes Magen- und Duodenalgekröse, Vorleber).

3) In einiger Entfernung hinter den Schlundspalten entsteht durch eine spindelförmige Erweiterung des Darmrohrs der Magen, dessen dorsales Gekröse als Mesogastrium bezeichnet wird.

4) Der auf den Magen folgende Abschnitt wächst stärker als der Rumpf in die Länge und bildet daher in der Leibeshöhle eine Schleife mit einem oberen absteigenden, engeren Schenkel, der zum Dünndarm wird, und einem unteren aufsteigenden, weiteren Schenkel, der den Dickdarm liefert.

5) Der Magen nimmt Sackform an und dreht sich so, dafs seine Längsachse mit der Querachse des Rumpfes zusammenfällt, und dafs die ursprünglich nach hinten gelegene Ansatzlinie des Mesogastrium oder seine grofse Kurvatur nach unten oder caudalwärts zu liegen kommt.

6) Die Darmschleife erfährt eine Drehung in der Weise, dafs sich ihr unterer, aufsteigender Schenkel (Dickdarmteil) über den oberen, absteigenden Schenkel (Dünndarmteil) quer herüberlegt und ihn nahe an seinem Ursprung aus dem Magen kreuzt.

7) Aus der Drehung der Darmschleife erklärt sich, warum beim Erwachsenen das Duodenum beim Übergang in das Jejunum unter dem Colon transversum und seinem Mesocolon hindurchtritt. (Kreuzender und gekreuzter Darmteil.)

8) Der untere Schenkel der Schleife nimmt während und nach der Drehung und Kreuzung mit dem oberen Schenkel die Form eines Hufeisens an und läfst dann Blinddarm, Colon ascendens, C. transversum und C. descendens unterscheiden.

9) In dem vom Hufeisen begrenzten Raum faltet sich der obere Schleifenschenkel zu den Dünndarmschlingen ein.

10) Das ursprünglich dem ganzen Darmrohr gemeinsame und gleichartige Gekröse sondert sich in verschiedene Abschnitte, indem es sich den Faltenbildungen und Verlagerungen des Darmrohrs anpafst, in die Länge ausgezogen wird, hie und da mit dem Bauchfell der Leibeshöhle Verwachsungen eingeht, durch welche es teils neue Ursprungspunkte gewinnt, teils streckenweise vollständig schwindet, wodurch einzelne Darmstücke ihres Gekröses beraubt werden.

11) Mit der Bauchwand verwächst das Gekröse vom Duodenum, zum Teil auch vom Colon ascendens und descendens (extraperitoneal gelegene Darmteile).

12) Eine neue, von links nach rechts verlaufende Ursprungslinie gewinnt das Gekröse des Colon transversum und sondert sich als Mesocolon von dem gemeinsamen Darmgekröse ab.

13) Das Mesogastrium des Magens folgt den Drehungen desselben und wird zum grofsen Netzbeutel umgestaltet, der von der grofsen Magenkurvatur über alle Eingeweide herüberwächst.

14) Am Netzbeutel finden Verwachsungen mit angrenzenden serösen Membranen statt: 1) an der hinteren Rumpfwand, wodurch die Ursprungslinie von der Wirbelsäule auf die linke Körperhälfte verlegt wird, 2) mit dem Mesocolon und Colon transversum, 3) an dem über die Gedärme gewucherten Teil des Beutels, dessen vordere und hintere Wand sich fest zusammenlegen und zu einer Netzplatte verschmelzen.

C. Entwicklung besonderer Organe aus den Wandungen des Darmrohrs.

1) Die Oberfläche des Darmrohrs vergröfsert sich durch Falten und Zotten nach innen und durch drüsige Ausstülpungen nach aufsen.

2) Als Organe der Mundhöhle entwickeln sich die Zunge, die Speicheldrüsen und die Zähne.

3) Die Zähne, welche bei den höheren Wirbeltieren nur den Eingang in die Mundöffnung begrenzen, finden sich bei niederen Wirbeltieren (Selachiern etc.) über die ganze Mund- und Schlundhöhle und sogar als Hautzähne über die gesamte Oberfläche des Körpers verbreitet.

4) Die Hautzähne sind in eigenartiger Weise verknöcherte Hautpapillen, an deren Entwicklung sich sowohl die oberflächlichste Schicht der Lederhaut, als auch die sie überziehende tiefste Zellenlage der Oberhaut beteiligt.

a) Die Lederhaut liefert die zellenreiche Zahnpapille, welche auf ihrer Oberfläche, an der sich eine Lage von Odontoblasten bildet, das Zahnbein abscheidet.

b) Die Oberhaut liefert eine Schicht hoher Cylinderzellen, die Schmelzmembran, welche die Zahnbeinkappe mit einer dünnen Schmelzlage überzieht.

c) Die Basis der Zahnbeinkappe erhält eine bessere Befestigung in der Lederhaut, indem diese in der Umgebung verknöchert und das Cement liefert.

5) An den Kieferrändern senkt sich die zahnbildende Schleimhautstrecke in die Tiefe; es entwickelt sich zuerst durch Wucherung des Epithels eine Zahnleiste, an der die Kieferzähne in derselben Weise entstehen wie die Hautzähne an der Oberfläche des Körpers.

6) Die Entwicklung eines Zahnes erfolgt an der Leiste in der Weise, dafs das Epithel an einer Stelle stärker wuchert, und dafs in den gewucherten Teil oder in das Schmelzorgan eine Papille vom bindegewebigen Teil der Schleimhaut hineinwächst. Die Zahnpapille scheidet das Zahnbein ab, das Schmelzorgan aber scheidet unter Entwicklung einer Schmelzmembran den Schmelz ab; zuletzt verknöchert das bindegewebige Zahnsäckchen und liefert das Cement.

7) Hinter den Milchzähnen bilden sich bei den Säugetieren und beim Menschen frühzeitig die Anlagen von Ersatzzähnen am Grunde der Zahnleiste aus.

8) Aus dem Epithel des Schlunddarms entwickeln sich Thymus, Schilddrüse, Nebenschilddrüsen (postbranchiale Körperchen) und Lunge.

9) Die Thymus entsteht bei den Säugetieren und beim Menschen aus zwei ventralen Ausstülpungen des Epithels des dritten Schlundspaltenpaares. Beim Menschen verbinden sich die beiden Thymusschläuche, welche seitliche Knospen treiben und sich in eigentümlicher Weise histologisch umwandeln, in der Medianebene zu einem unpaaren Körper, der in den ersten Jahren nach der Geburt sich zurückzubilden beginnt.

10) Die Schilddrüse ist ein unpaares Organ, entstanden in der Gegend des Zungenbeinkörpers durch eine entweder hohle oder solide Ausstülpung des Epithels am Boden der Rachenhöhle. — Der Epithelzapfen löst sich von seinem Mutterboden ab und treibt seitliche Zapfen. — Die Epithelstränge werden auf einem späteren Stadium in hohle Epithelkugeln oder Follikel zerlegt, die in ihrem Innern Colloidmasse ausscheiden.

11) Die postbranchialen Körperchen (Nebenschilddrüsen) sind paarig und stammen von Ausstülpungen des Epithels der letzten Schlundspalte ab, welche ähnliche Umwandlungen wie die unpaare Schilddrüse eingehen und sich häufig ganz rückbilden.

12) Die Lunge entwickelt sich hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage aus dem Boden des Schlunddarms.

a) Eine rinnenförmige Ausbuchtung, die sich bis auf ihr vorderes Ende, den Kehlkopfeingang, vom Schlunddarm abschnürt, wird zu Kehlkopf und Luftröhre.

b) Vom hinteren Ende der Rinne wachsen zwei Schläuche hervor, die sich an ihrem Ende blasenförmig ausweiten und die Anlagen des linken und des rechten Bronchus mit dem linken und dem rechten Lungenflügel sind.

c) Frühzeitig bildet sich zwischen rechter und linker Lunge die Asymmetrie ihrer Lappen aus, indem der rechte Schlauch sich mit drei bläschenartigen Seitenknospen, den Anlagen der drei Lappen, bedeckt, während der linke Schlauch nur zwei Knospen treibt.

d) Die weitere Entwicklung der Lungen läfst zwei Stadien unterscheiden, von denen das erste eine grofse Übereinstimmung mit der Entwicklung einer acinösen Drüse zeigt. Im ersten Stadium vermehren sich die primitiven Lungenbläschen durch Einschnürung und sondern sich dabei in einen engeren, zuführenden Teil, die Bronchialröhre, und in einen weiteren, blasenartigen Endabschnitt. Im zweiten Stadium bilden sich die Luftzellen oder Lungenalveolen.

13) Die Leber entwickelt sich als eine netzförmig verzweigte, tubulöse Drüse.

a) Aus der ventralen Wand des Duodenum stülpt sich in das ventrale Darmgekröse (Vorleber) eine Längsrinne hinein; sie ist die primitive Leberanlage, an welcher der vordere Abschnitt als Pars hepatica, ein kleiner hinterer Teil als Pars cystica zu unterscheiden ist.

b) Pars hepatica und Pars cystica wachsen zu hohlen Schläuchen aus, während später die Längsrinne sich vom Darmrohr von vorn und hinten teilweise abschnürt und zum Ductus choledochus wird.

c) Der vordere Schlauch (cranialer Lebergang) liefert das Drüsenparenchym. Seine Wand treibt hohle oder solide Seitenäste,

die Lebercylinder, die sich zu einem Netzwerk verbinden und teils zu Gallengängen, teils zu dem sekretorischen Leberparenchym mit den Gallenkapillaren werden.

d) Der hintere oder caudale Schlauch (Pars cystica) wird zur Gallenblase.

14) Von dem ventralen Darmgekröse, in welches die Leberschläuche hineinwachsen, leitet sich der seröse Überzug und ein Teil des Bandapparates der Leber her, nämlich das kleine Netz (Ligamentum hepato-gastricum und hepato-duodenale) und das Ligamentum suspensorium hepatis.

15) Die Bauchspeicheldrüse wächst vom Duodenum in das dorsale Darmgekröse und in das Mesogastrium hinein.

16) Das Mesenterium, welches ursprünglich die Bauchspeicheldrüse besitzt, geht später verloren, indem es mit der hinteren Rumpfwand verschmilzt, wobei infolge der Drehung des Magens die Längsachse der Drüse in die Querachse des Körpers zu liegen kommt.

Zehntes Kapitel.

Die Organe des mittleren Keimblattes.

Muskulatur, Harn- und Geschlechtsorgane.

Aus dem mittleren Keimblatt oder, anders ausgedrückt, aus der epithelialen Wand der embryonalen Leibessäcke, entwickeln sich, abgesehen vom Mesenchym, über dessen Herkunft bereits im sechsten Kapitel berichtet wurde, drei sehr verschiedenartige Produkte: erstens die willkürliche Muskulatur, zweitens die Harn- und Geschlechtsorgane, drittens die Epithelüberzüge der serösen Höhlen des Körpers.

I. Die Entwicklung der willkürlichen Muskulatur.

Wer die Histogenese des Muskelgewebes verstehen will, mufs sich mit einigen Tatsachen bekannt machen, zu welchen die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere geführt hat. — In dem Stamm der Coelenteraten, welcher für die Entstehung der Gewebsformen

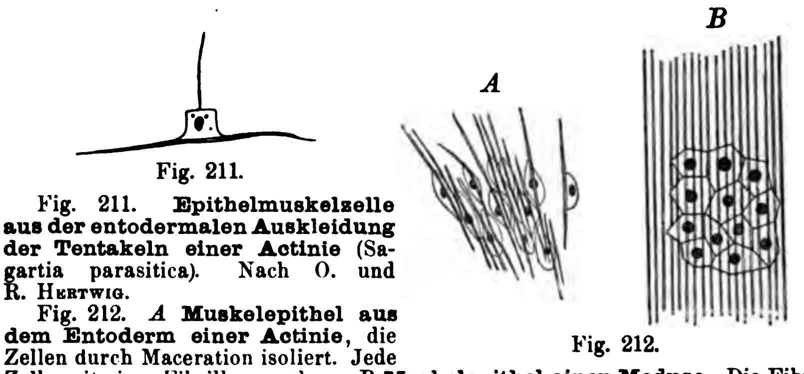


Fig. 211. **Epithelmuskelzelle aus der entodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie** (Sagartia parasitica). Nach O. und R. Hertwig.

Fig. 212. *A* **Muskelepithel aus dem Entoderm einer Actinie**, die Zellen durch Maceration isoliert. Jede Zelle mit einer Fibrille versehen. *B* **Muskelepithel einer Meduse.** Die Fibrillen sind gemeinsames Produkt der Epithelzellen. Schematisch. Nach O. und R. Hertwig.

so aufserordentlich lehrreich ist, sind die Muskelelemente nicht allein während ihrer Entwicklung, sondern auch beim ausgebildeten Tiere fast durchgängig Bestandteile des Epithels. Sie werden daher auch in zutreffender Weise „Epithelmuskelzellen“ genannt. Das Charakteristische an ihnen besteht eben darin, dafs sie einfache, bald kubische, bald cylindrische, bald fadenförmige Epithelzellen (Fig. 211) sind, welche mit ihrem einen Ende gewöhnlich die Oberfläche des Epithels erreichen und hier häufig mit Flimmerhaaren versehen sind, während sie mit ihrem anderen, basalen Ende der Stützlamelle des Körpers aufliegen und an ihm

eine oder mehrere, entweder glatte oder quergestreifte Muskelfibrillen ausgeschieden haben. Unter dem Epithel liegen in der Regel alle Muskelfibrillen parallel und dicht nebeneinander (Fig. 212) und verbinden sich so zu einer Muskellamelle, durch deren Tätigkeit die Verkürzung oder Verlängerung des Körpers in einer Richtung hervorgerufen wird.

Von der Muskellamelle leiten sich, wie das Studium der Coelenteraten und die Entstehungsgeschichte der Tiere lehrt, drei weitere Formen ab: 1) das Muskelblatt, 2) das Muskelkästchen und 3) das Muskelprimitivbündel. Bei ihrer Entstehung spielt wieder der Prozefs der Faltenbildung eine Rolle, welche wir schon bei den verschiedensten Gelegenheiten als die Ursache für die Bildung der meisten Organe kennen gelernt haben.

Wenn einzelne Strecken einer Muskellamelle eine erhöhte Arbeitsleistung ausführen sollen, so kann dies nur durch Vermehrung der parallel nebeneinander gelagerten Fibrillen geschehen. Eine gröfsere Fibrillenzahl kann aber in einem umgrenzten Bezirk in einer zweifachen Weise untergebracht werden, entweder so, dafs sie in mehreren Schichten übereinander zu liegen kommen, oder so, dafs, wenn die einfachere Lagerung nebeneinander beibehalten wird, die Muskellamelle sich bald in mehr unregelmäfsiger, bald in sehr regelmäfsiger Weise einfaltet. Im ersteren Falle entstehen niedere und höhere Falten, welche ihrerseits wieder mit kleineren Nebenfalten bedeckt sein können, so dafs man auf dem Querschnitt das Bild eines sich verzweigenden Baumes erhält (Fig. 213). Jede Falte besitzt in ihrer Mitte eine geringe Menge Stützsubstanz, auf deren Oberfläche die parallel angeordneten Muskelfibrillen aufliegen. Die Täler zwischen den Falten füllt das Epithel aus, welches die Unregelmäfsigkeiten ausgleicht und nach aufsen mit einer glatten Oberfläche abschliefst. Im zweiten Falle (Fig. 214 u. 215) entstehen regelmäfsige und zuweilen ziemlich hohe Falten, die sich von der Grundlamelle, von der sie durch Abfaltung ihren Ursprung genommen haben, senkrecht erheben und den Blättern eines Buches vergleichbar dicht zusammengeprefst sind. Die engen Zwischenräume zwischen ihnen werden von den zugehörigen Zellen mit ihren Kernen, den Muskelkörperchen, eingenommen. Über den freien Rand der Blätter breitet sich noch eine Schicht von Deckepithel aus.

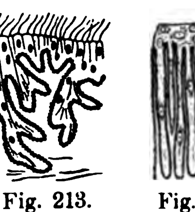


Fig. 213.



Fig. 214.

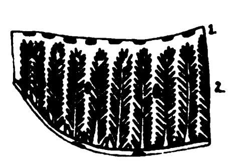


Fig. 215.

Fig. 213. **Faltung des Muskelepithels vom Entoderm einer Actinie.** Nach Hertwig aus Hatschek.

Fig. 214. **Muskelepithel einer Meduse im Querschnitt** mit *1.* Deckschicht und *2.* gefalteter Muskelschicht.

Fig. 215. **Querschnitt durch die Längsmuskulatur von Sagitta.** Nach Hertwig aus Hatschek. *1.* Deckschicht, Epithel der Leibeshöhle, *2.* in Blätter gefaltete Muskellamelle, unterhalb derselben die Epidermis.

In den bisher beschriebenen Fällen bewahrt die willkürliche Muskulatur ihren Zusammenhang mit der Epithelschicht, von welcher sie abgeschieden worden ist, was sich bei den Coelenteraten als der gewöhnliche Befund darbietet. Bei anderen Wirbellosen löst sich dieser Zusammenhang, indem die nach der freien Epitheloberfläche zugekehrten Ränder der Falten untereinander verwachsen. Dadurch kommen zwei verschiedene Formen des

Muskelgewebes zustande: das **Muskelkästchen** und das **Muskelprimitivbündel**. Muskelkästchen oder -Bänder entstehen, wenn zwei nebeneinandergelagerte hohe Muskelblätter mit ihren freien Rändern verwachsen, wie der folgende Querschnitt (Fig. 216) durch die Längsmuskulatur eines Regenwurms zeigt. Muskelprimitivbündel oder quergestreifte Muskelfasern dagegen werden gebildet, wenn die Faltungen der Lamelle mehr unregelmäfsig und niedrig bleiben (Fig. 217 *A*), die Faltenteile sich frühzeitig abschnüren und ihr aus Muskelkörperchen und Fibrillen bestehender Inhalt sich in die unter dem Epithel befindliche Stützsubstanz als ein runder Strang oder als Bündel einlagert (Fig. 217 *B*). Durch Wiederholung desselben Vorgangs, durch mehrfach sich erneuernde Faltenbildung und Abschnürung kann von einer Muskel erzeugenden Epithelstrecke aus ein immer dicker werdendes Lager übereinander geschichteter

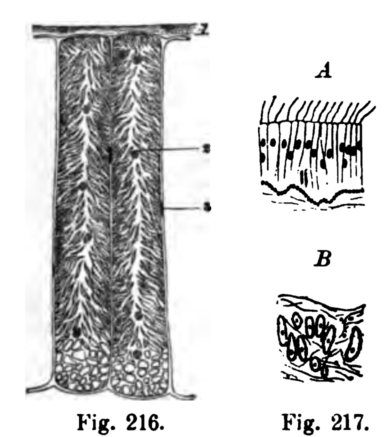


Fig. 216. Fig. 217.

Fig. 216. **Längsmuskelschicht eines Regenwurms im Querschnitt.**

1. Deckschicht (Peritonealepithel, *2.* Muskelkästchen mit rundlichen Zellkernen (Muskelkörperchen) zwischen den Muskelfibrillen, *3.* Bindegewebshülle der Muskelkästchen mit platten Zellkernen.

Fig. 217. **Durchschnitt durch das Muskelepithel vom Entoderm einer Actinie.**

A Gering und unregelmäfsig ausgebildete Faltung. *B* Faltenteile haben sich zu Strängen oder Bündeln von Muskelfibrillen abgeschnürt und in die Stützsubstanz allseitig eingelagert.

Muskelprimitivbündel zustande kommen. Auch können die Muskelkästchen und Primitivbündel noch dadurch an Zahl vermehrt werden, dafs sie durch Zunahme der Fibrillenmasse wachsen und sich dann der Länge nach durch Einschnürung in zwei Teile und so fort trennen.

Bei den Wirbeltieren stammt die gesamte, quergestreifte, willkürliche Muskulatur, abgesehen von einem Teil der Muskeln des Kopfes, von einem kleinen Bezirk des mittleren Keimblattes ab, von den Ursegmenten. Diese sondern sich, wie schon früher erwähnt wurde (S. 117), in zwei funktionell verschiedenartige Abschnitte, in einen Teil, der das Mesenchym des Achsenskeletts liefert (Sklerotom), und in einen zweiten Teil, der sich in Muskelgewebe umwandelt (Myotom). Bei manchen Wirbeltieren zeigt das Myotom, bei anderen das Sklerotom eine frühzeitigere und stärkere Entwicklung. So gehen bei Amphioxus und den Cyklostomen die Ursegmente der Hauptsache nach in der Muskelbildung auf. Auch sind dies die einzigen Wirbeltiere, bei denen, anstatt Muskelprimitivbündel, Muskelkästchen angetroffen werden.

Beim Amphioxus sind die Ursegmente (Fig. 56 u. 129 ***usb***) mit einem gröfseren Hohlraum versehene Säckchen, deren Wand aus einer einfachen Lage von Epithelzellen besteht, während sie bei Cyklostomen der Höhlung entbehren. Hier wie dort entwickeln sich die Zellen des Ursegments in einer doppelten Weise weiter. Nur

die an Chorda (*ch*) und Nervenrohr (*n*) angrenzenden Zellen (Fig. 55 u. 218) sind bestimmt, Muskelfasern zu bilden; sie vergröfsern sich bedeutend und nehmen die Form von Platten an, die parallel nebeneinanderliegen und mit einer Kante, die ich als ihre Basis bezeichnen will, senkrecht auf die Oberfläche der Chorda und parallel zur Längsachse des Körpers gestellt sind. Sehr frühzeitig (beim Amphioxus auf dem Stadium mit zehn Ursegmenten) beginnen die Zellplatten an ihrer Basis feine, quergestreifte Muskelfibrillen auszuscheiden, mit welchen die Embryonen schon schwache Zuckungen ausführen können. Indem nun immer neue Fibrillen zu den an der Chordaoberfläche gebildeten hinzugefügt werden und indem die Abscheidung jetzt auch an beiden Flächen der sich berührenden Zellplatten geschieht, entstehen charakteristische, quergestreifte Muskelblätter. Diese sind wie die Blätter eines Buches links und rechts an der Chorda angeheftet. Je mehr Fibrillen ausgeschieden werden, um so mehr nimmt zwischen ihnen das Protoplasma der Bildungszellen an Menge ab; es wird der Kern mit einem Rest von Protoplasma nach dem der Ursegmenthöhle zugekehrten Zellenende hingedrängt. Die übrigen Zellen der Ursegmente werden zu einem flachen Plattenepithel (Fig. 218 *ae*) umgewandelt, welches jetzt und auch später an der Muskelbildung nicht teil nimmt. (Cutisblatt von Hatschek.) Es geht dorsal- und ventralwärts durch Übergangszellen (Fig. 218 *WZ*) in die Lage, welche Muskelblätter bildet, über in ähnlicher Weise wie im Linsensäckchen das Linsenepithel in die Linsenfasern.

Bei älteren Larven dehnen sich die Ursegmente nach oben und nach unten aus, wobei fortwährend eine Neubildung von Muskelblättern von den oben erwähnten Zellen (*WZ*) aus stattfindet. Die oberen und unteren Ränder der Ursegmente bilden demnach eine Wucherungszone, durch deren Vermittlung die Rumpfmuskulatur immer weiter dorsal- und ventralwärts wächst. Auch wandeln sich jetzt bei sechs Wochen alten Larven von Petromyzon (Fig. 219) die Muskelblätter in Muskelkästchen (*k*) um, wie Schneider die eigentümlichen, definitiven Strukturelemente des Amphioxus und der Cyklostomen benannt hat. Die einander zugekehrten Fibrillenlagen zweier Blätter, welche von einer Zellplatte an ihren zwei Seiten ausgeschieden worden sind, verbinden sich mit ihren Rändern, so dafs jetzt jede Bildungszelle von den ihr zugehörigen Fibrillen wie von einem Mantel rings umschlossen wird. Es ist so ein ähnliches Formelement entstanden, wie es die Längsmuskulatur des Regenwurms (Fig. 216) zeigt.

Schliefslich greifen noch drei Veränderungen an den Muskelkästchen der Cyklostomen Platz. Die homogene Stützsubstanz, welche auf dem ersten Stadium nur als feine Linie zwischen den zwei Fibrillenlagen eines Muskelblattes angedeutet war, nimmt zu und liefert die Scheidewände, durch welche die einzelnen Muskelkästchen voneinander getrennt werden, und in welchen später auch einzelne Bindesubstanzzellen und Blutgefäfse anzutreffen sind. Zweitens wird die protoplasmatische Grundsubstanz der Bildungszellen fast vollständig aufgebraucht durch fortgesetzte Abscheidung zahlreicher feiner Fibrillen, welche schliefslich das ganze Innere des Kästchens ausfüllen. Unter den Fibrillen kann man jetzt zwei verschiedene Arten unterscheiden, central gelegene und solche, welche den Scheidewänden fest anhaften.

Drittens sind zwischen den Fibrillen zerstreute, zahlreiche, kleine Kerne aufzufinden, welche von dem ursprünglich einfachen Kern der Bildungszelle durch häufig wiederholte Teilung abstammen.

In einer etwas anderen Weise als bei dem Amphioxus und den Cyklostomen erfolgt bei den übrigen Wirbeltieren die Entwicklung der Muskelsegmente, zu deren Studium wohl die geschwänzten Amphibien die lehrreichsten Objekte liefern. Bei Triton (Fig. 69 u. 130 *ush*) enthalten die Ursegmente einen ansehnlichen Hohlraum, der ringsum von grofsen, cylindrischen Epithelzellen umgrenzt wird. An etwas älteren Embryonen gehen in dem Teil des Epithels, welcher dem Nervenrohr und der Chorda anliegt und somit der oben besprochenen muskelbildenden Schicht des Amphioxus und der Cyklostomen entspricht, lebhafte Zellvermehrungen vor sich, durch welche der Hohlraum eines Ursegments ganz ausgefüllt wird. Hierbei verlieren die

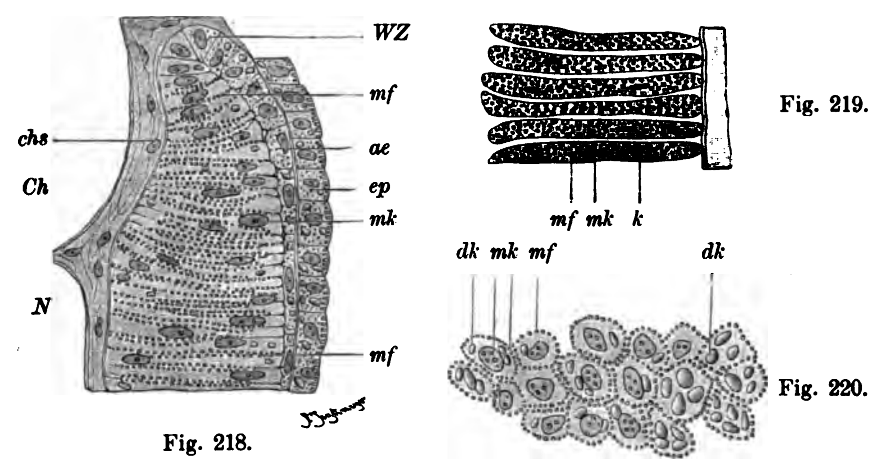


Fig. 218 u. 219. **Zwei Querschnitte durch die Rumpfmuskulatur einer 14 Tage alten Larve** (Fig. 218) **und einer sechs Wochen alten Larve** (Fig. 219) **von Petromyzon Planeri.** 500 mal vergröfsert.

N und *Ch* der an das Rückenmark und die Chorda angrenzende Teil des Querschnitts, *chs* skelettbildende Chordascheide, *ep* Epidermis, *ae* äufsere Epithelschicht des Ursegments, *mk* Muskelzellenkerne, *mf* Muskelfibrillen im Querschnitt, *WZ* Wachstumszone, Übergang der äufseren Zellenschicht in die muskelbildende Schicht des Ursegments, *k* Muskelkästchen.

Fig. 220. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer fünf Tage alten Larve von Triton taeniatus.** 500 mal vergröfsert.

mk Muskelkerne, *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen, *dk* Dotterkörner.

Zellen ihre ursprüngliche Anordnung und Form; sie verwandeln sich in longitudinal verlaufende Cylinder, welche die Länge eines Ursegmentes einnehmen und zu beiden Seiten des Rückenmarks und der Chorda und parallel zu ihnen neben- und übereinander gelagert sind (Fig. 220). Jeder Cylinder, der anfangs nur einen einzigen Kern (*mk*) aufweist, umgibt sich mit einem Mantel feinster, quergestreifter Fibrillen (*mf*); er ist jetzt einem Muskelkästchen der Cyklostomen (Fig. 219) zu vergleichen. Auch spielt sich hier wie dort eine Reihe ähnlicher Veränderungen weiter ab. An älteren Larven werden immer mehr Fibrillen ausgeschieden, welche allmählich den Binnenraum des Cylinders ausfüllen. Nur in seiner Achse bleiben Stellen

frei, in welche die kleinen Kerne zu liegen kommen, die, durch Teilung des einfachen Mutterkerns entstanden, an Zahl bedeutend zunehmen. Ferner dringt jetzt zwischen die Muskelfasern oder die Primitivbündel, wie später die fertigen Elemente heifsen, Bindesubstanz mit Blutgefäfsen hinein.

Während bei Amphioxus, den Cyklostomen und Amphibien die Ursegmente als ihre wichtigste Leistung die Anlage der quergestreiften und willkürlichen Körpermuskulatur erkennen lassen, sondern sie sich bei den Selachiern und den drei höheren Wirbeltierklassen von vornherein in zwei gleich auffällige und ansehnliche Anlagen, in Sklerotom und Muskelplatte (Myotom).

Bei den Selachiern wächst die skelettbildende Schicht, deren Ursprung schon früher (S. 117) beschrieben wurde, zur Seite der Chorda in die Höhe (Fig. 133 *sk* u. 225 *W*). Nach aufsen von ihr findet man den zur Muskelbildung dienenden Teil des Ursegments. Dieser besteht aus einer inneren und einer äufseren Schicht, welche durch den Rest der Ursegmenthöhle (Fig. 133 *h*) voneinander getrennt sind. Die innere Schicht (Fig. 133 *mp*) grenzt an das skelettbildende Gewebe (*sk*) an und setzt sich aus mehrfach übereinanderliegenden, spindeligen, längsgerichteten Zellen zusammen, die quergestreifte Muskelfibrillen abscheiden; sie entspricht der bei Amphioxuslarven (Fig. 55) und Cyklostomenlarven (Fig. 218 *mf*) noch direkt an die Chorda anstofsenden inneren Wand des Ursegments. Die äufsere Schicht liegt der Epidermis an und behält noch längere Zeit ihre Zusammensetzung aus kubischen Epithelzellen bei. Dorsal und ventral biegt sie in die innere, muskelbildende Schicht um und trägt hier wie beim Amphioxus und bei den Cyklostomen zur Vergröfserung der letzteren bei, indem ihre Zellen länger werden und sich in Muskelfasern umwandeln. Die Muskelplatte breitet sich dann nach oben und unten in der Rumpfwand weiter aus (Fig. 134). Die Höhle in ihr (Myocöl) schwindet dabei allmählich. Die muskelbildende Schicht nimmt an Dicke immer mehr zu, indem die Zahl der Muskelfasern eine gröfsere wird; die äufsere Schicht verliert, allerdings erst ziemlich spät, auch ihren epithelialen Charakter und beteiligt sich an der Entwicklung der Lederhaut (Fig. 134 *cp*).

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren ist die Wucherung der Ursegmente, welche das skelettbildende Gewebe liefert, noch mächtiger als bei den Selachiern. Der gröfsere, median und ventral gelegene Teil löst sich allmählich in Gallertgewebe auf, welches um Chorda und Nervenrohr herumwächst; der kleinere, dorsal und lateral davon befindliche Abschnitt, welcher von der Chorda durch die skelettbildende Schicht des Ursegments weit abgedrängt ist, wird zur Muskelplatte (Fig. 137 *ms*). Über die entsprechenden Verhältnisse bei menschlichen Embryonen geben die Fig. 221 u. 222 Aufschlufs. Auf dem Querschnitt sieht man das Nervenrohr mit den ihm anliegenden Spinalknoten und die unter ihm befindliche Chorda durch skelettogenes Bindegewebe, welches vom Sklerotom des Ursegments abstammt, ringsum eingehüllt und links und rechts von ihm je ein ziemlich scharf abgegrenztes Myotom. Auf dem in frontaler Richtung geführten Längsdurchschnitt durch die hintere Rumpfhälfte desselben Embryo tritt die durch die Myotome (*ms*) hervorgerufene Segmentierung des Körpers deutlich hervor, indem man linker Hand fünf, rechter Hand vier vom Schnitt getroffene Muskelsegmente zählt. In

einzelnen von ihnen ist noch ein feiner Längsspalt sichtbar, der letzte Rest der auf früherem Stadium etwas gröfseren Ursegmenthöhle (*uh*). Dagegen läfst die von den Sklerotomen abstammende Bindegewebshülle um Chorda und Nervenrohr keine Spur einer Segmentierung mehr erkennen. Auch für die höheren Wirbeltiere läfst sich bei genauerer Untersuchung der Nachweis führen, dafs die Muskelfasern aus der epithelialen Anlage durch eine Art Faltungsprozefs entstehen, in ähnlicher Weise, wie es in der Einleitung für die wirbellosen Tiere geschildert wurde. So zeigt der Querschnitt durch das Myotom eines Kaninchens wie das muskelbildende Epithel (Fig. 223 *m*) durch Faltung in kleine Bezirke zerlegt wird, zwischen welche sich feine Scheidewände vom angrenzenden Bindegewebe (*sc*) hineinschieben. Durch weitere Abschnürung werden Muskelprimitivbündel gebildet.

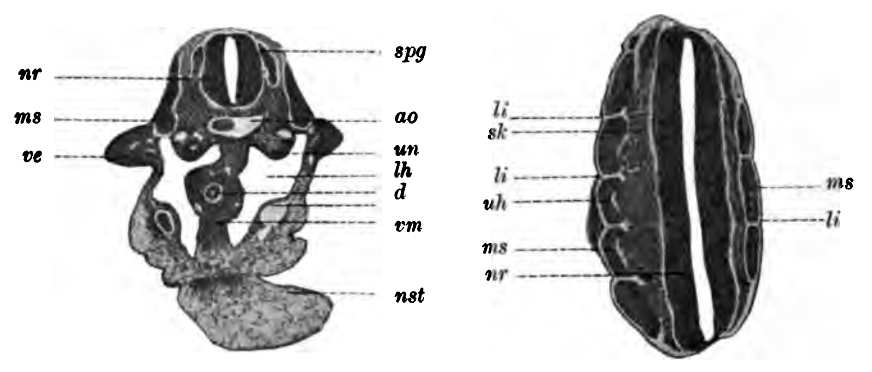


Fig. 221. Fig. 222.

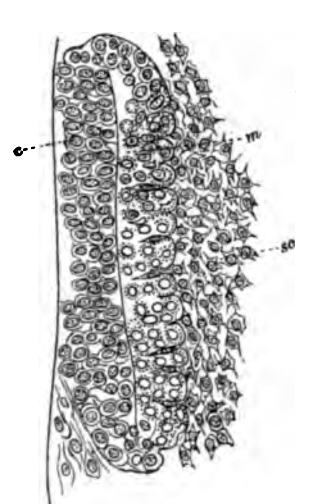
Fig. 221 u. 222. **Querschnitt (Fig. 221) durch den Rumpf in der Gegend der vorderen Extremitätenanlage, Frontalschnitt (Fig. 222) durch die hintere Rumpfhälfte des in Fig. 160 abgebildeten menschlichen Embryo.**
In Fig. 221 sieht man Nervenrohr *nr*, Aorta *ao*, Muskelsegmente *ms*, die Anlage der Vorderextremität *ve*, die Anlage der Urniere *un*, Darmrohr mit dorsalem und ventralem Mesenterium *vm*, Ansatzstelle des Nabelstrangs *nst*. Ferner *spg* Spinalganglion, *li* Ligamentum intermusculare, *sk* skelettogenes Gewebe, *uh* Ursegmenthöhle.

Für die Entstehung der Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere erhält man somit folgende zwei Sätze: 1) Die Muskelelemente entwickeln sich aus Epithelzellen, die von einem begrenzten, zu den Ursegmenten sich abschnürenden Bezirk des Epithels der Leibeshöhle abstammen. 2) Die epithelialen Produkte werden in ähnlicher Weise wie die aus dem Epithel hervorsprossenden Drüsengänge und Drüsenbläschen von Bindegewebe umwachsen und allseitig eingehüllt.

Betrachten wir jetzt noch etwas genauer die ursprüngliche Anordnung der von den Ursegmenten gelieferten Muskelmassen. In allen Wirbeltierklassen bieten sich uns hierin ganz gleichartige Verhältnisse dar. Überall erscheint als Grundlage ein sehr einfaches System längsverlaufender, kontraktiler Fasern, die zuerst neben Chorda und Nervenrohr auftreten und sich von hier dorsalwärts nach dem Rücken zu und ventralwärts in die Bauchdecken hinein ausbreiten. Die Muskelmasse wird überall (Fig. 224 *li*) durch schräg

zur Wirbelsäule verlaufende, bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Segmente oder Myomeren abgeteilt. Bei niederen Wirbeltieren erhält sich dieser Zustand, bei höheren macht er einer komplizierteren Anordnung Platz.

In welcher Weise aus dem ursprünglichen System sich die nach Lage und Form so verschiedenartigen Muskelgruppen der höheren Tiere ableiten, kann im einzelnen nicht näher untersucht werden, zumal auch dieses Gebiet der Entwicklungsgeschichte noch wenig bearbeitet worden ist; nur auf zwei Punkte, welche bei der Differenzierung der Muskelgruppen in Frage kommen, sei hier aufmerksam gemacht. Erstens ist ein sehr wichtiger Faktor in der Ausbildung des Skeletts gegeben, das mit seinen Fortsätzen Ansatzpunkte für Muskelfasern bietet. Diese finden hierdurch Gelegenheit, sich von der übrigen Masse abzusondern. Zweitens wirkt auf eine gröfsere Differenzierung der Muskulatur die Entwicklung der Gliedmafsen hin, die als Höcker zur Seite des Rumpfes entstehen (Fig. 181 u. 221).



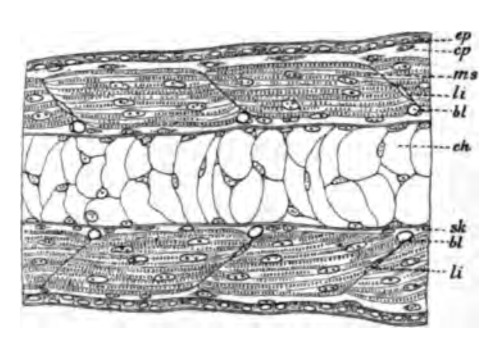


Fig. 223. Fig. 224.

Fig. 223. **Querschnitt durch das siebente Ursegment eines Kaninchen-Embryo von 5,6 mm Nackensteifslänge.** Bezirke des Muskelblattes, durch Bindegewebe gesondert. Nach Maurer.

c Cutisblatt, *m* Muskelblatt des Ursegments, *sc* Sklerotom.

Fig. 224. **Frontalschnitt durch die Mitte des Rumpfes einer schon längere Zeit ausgeschlüpften Tritonlarve,** um die Anordnung der Muskelsegmente *ms* zu zeigen.

ch Chorda, *ep* Epidermis, *cp* Cutisplatte, embryonales Gallertgewebe, *ms* Muskelsegmente, *li* Ligamenta intermuscularia, *bl* Blutgefäfse, *sk* skelettogene Chordascheide.

Ihre Muskulatur, welche bei höheren Wirbeltieren sehr kompliziert angeordnet ist, erhalten die Gliedmafsen gleichfalls von den Ursegmenten. Bei den Selachiern, bei welchen die Vorgänge am klarsten zu überschauen sind, sprossen je zwei Knospen, eine vordere und eine hintere, aus einer gröfseren Anzahl von Ursegmenten hervor und wachsen in die Anlagen der paarigen Flossen hinein, in welchen sie sich in Muskelfasern umbilden. Sie lösen sich bald ganz von den Ursegmenten ab und stellen kleine Säckchen dar, die von einem einschichtigen, niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet werden und eine kleine Höhle einschliefsen. Im weiteren Verlauf teilen sie sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, aus denen sich die Muskeln für die entgegengesetzten Flossen-

seiten herleiten. Auf dem Querschnitt durch einen menschlichen Embryo (Fig. 221) sieht man ebenfalls das untere Ende der Muskelplatte (*ms*) an das kleinzellige Gewebe der flossenartigen Anlage der Vorderextremität (*ve*) dicht herantreten, wodurch ihr muskelbildendes Zellmaterial zugeführt wird.

II. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane, der Nebenniere.

Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane kann nicht getrennt in zwei Kapiteln besprochen werden, da beide Organsysteme anatomisch und genetisch auf das innigste miteinander zusammenhängen.

Einmal nehmen beide ihren Ursprung an einer und derselben Stelle der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle; zweitens treten Teile des Harnsystems späterhin in den Dienst des Geschlechtsapparates; denn sie liefern die Wege oder Kanäle, die mit der Ausführung der Eier und des Samens betraut werden. Mit Recht fafst man daher auch in der Anatomie die beiden genetisch verbundenen Organsysteme unter dem gemeinsamen Namen des Urogenitalsystems oder des Harn-Geschlechtsapparates zusammen.

Wir wenden uns hiermit wieder zu einem der interessantesten Abschnitte der Entwicklungsgeschichte. Interesse beansprucht gerade in morphologischer Hinsicht das Urogenitalsystem, weil sich an ihm eine grofse Anzahl von wichtigen Umwandlungen während des embryonalen Lebens vollzieht. Bei den höheren Wirbeltieren werden zuerst die Vorniere und die Urniere angelegt, Organe, die von vergänglicher Natur sind, die zum Teil wieder verschwinden und durch die bleibende Niere ersetzt werden, zum Teil sich nur in ihren Ausführwegen erhalten. Die vergänglichen Bildungen aber entsprechen Organen, die bei niederen Wirbeltieren dauernd in Funktion sind.

a) Die Vorniere und der Vornierengang.

Das erste, wodurch sich die Entstehung des Harn-Geschlechtsapparates bemerkbar macht, ist die Anlage der Vorniere. Es ist dies eine Bildung, welche jetzt bei den Embryonen aller Wirbeltiere nachgewiesen ist, aber bei einigen eine gröfsere, bei anderen eine geringere Rolle spielt. Bei einigen (Myxine, Bdellostoma, Knochenfischen) bleibt sie dauernd erhalten; bei anderen, wie den Amphibien, wächst sie während des Larvenlebens zu einem ansehnlichen Organ heran, das nach der Metamorphose wieder verkümmert; bei den Selachiern und Amnioten endlich bleibt ihre Anlage von vorherein sehr rudimentär.

Für die Entwicklung der Vorniere mögen die Selachier, Amphibien und Vögel als Beispiele dienen.

Bei Selachiern von etwa 27 Segmenten legt sich die Vorniere, in der Gegend des dritten und vierten Rumpfsegments beginnend, nach rückwärts an. Dort, wo der segmentierte in den unsegmentierten Teil des mittleren Keimblattes übergeht, wachsen aus seinem parietalen Blatt eine Anzahl segmental hintereinander angeordneter Zellstränge hervor (Fig. 225 *vn*), die nach rückwärts umbiegen und sich zu einem Längsstrang verbinden. Bald darauf erhalten die Anlagen durch Auseinanderweichen der Zellen kleine Höhlungen in ihrem Innern.

Auf diese Weise ist jetzt zwischen Epidermis und parietalem Mittelblatt ein Längskanal, der Vornierengang (Fig. 226 *vg*), entstanden, der sich über mehrere Rumpfsegmente erstreckt und durch mehrere hintereinander gelegene Öffnungen, die Vornierentrichter, mit der Leibeshöhle verbunden ist (Fig. 229 *vn*).

Kurze Zeit nach ihrer Entstehung erleidet die Anlage in ihrer vorderen Hälfte eine vollständige Rückbildung; die hintere Hälfte dagegen entwickelt sich weiter, weitet sich aus, bleibt aber mit der Leibeshöhle nur durch einen einzigen Nierentrichter in Zusammenhang (Fig. 229 *vn*), sei es nun, dafs, wie Wijhe angibt, die mehrfachen Trichter zu einem einzigen verschmolzen sind, sei es, dafs nach der Darstellung von Rückert alle Trichter bis auf einen einzigen sich schliefsen und zurückbilden.

Auch bei den Amphibien legt sich die Vorniere an der Stelle, wo Ursegmente und Seitenplatte aneinandergrenzen, dadurch an, dafs an dem parietalen Blatt der letzteren

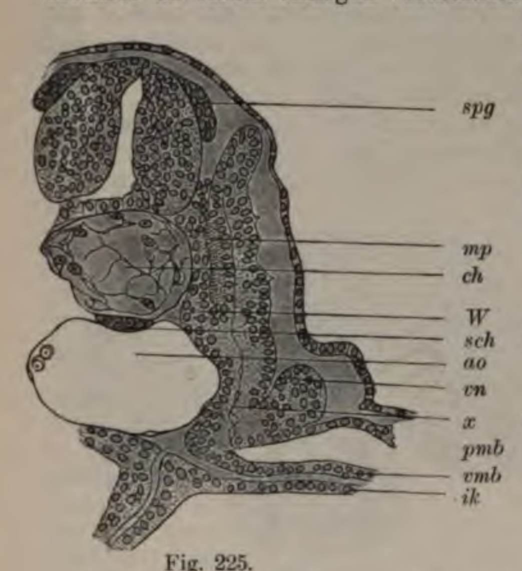


Fig. 225.



Fig. 226.

Fig. 225 u. 226. **Zwei Querschnitte durch einen Embryo von Pristiurus.** Nach Rabl. Querschnitt Fig. 226 liegt ein wenig weiter nach hinten als Querschnitt Fig. 225.

ch Chorda, *spg* Spinalknoten, *mp* Muskelplatte des Ursegments, *W* skelettogenes Gewebe, das aus der medialen Wand des Ursegments hervorgewuchert ist, *sch* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *ik* inneres Keimblatt, *pmb*, *vmb* parietales, viscerales Mittelblatt, *vn* Vorniere, *vg* Vornierengang, *x* Spalte im Ursegment, welches noch mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht.

einzelne solide, segmental angeordnete Wucherungen entstehen, sich aushöhlen (Fig. 227 *u*) und an ihren dem äufseren Keimblatt zugewandten Enden zu einem Längskanal verbinden. Der so entstandene Vornierengang (Fig. 227 *u*) hängt bei Rana und Bombinator durch drei Nierentrichter, bei Triton und Salamander durch zwei mit der Leibeshöhle zusammen, die hier etwas erweitert ist und als „Vornierenkammer" bezeichnet wird. Die ganze Anlage gewinnt bald darauf während des Larvenlebens eine stattliche Ausbildung dadurch, dafs die Nierentrichter zu langen, sich vielfach schlängelnden Röhren (Vornierenkanälen) auswachsen.

In ähnlicher Weise legt sich auch bei den Vögeln, an welche sich die Verhältnisse bei den Reptilien und Säugetieren (Rabl) wieder anschliefsen lassen, ein Vornierenkanal in verkümmerter Form an

(Fig. 131 *Wd*) und bleibt durch einzelne Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen. Er macht sich zuerst bemerkbar bei Hühnerembryonen von acht Ursegmenten in der Gegend des fünften bis siebenten Segments und entwickelt sich von hier bei älteren Embryonen nach rückwärts bis in die Gegend des 15. Segments (FELIX).

Eine eigenartige Beschaffenheit gewinnt endlich die Vorniere, wie es scheint, bei allen Wirbeltieren noch dadurch, dafs sich in der Nähe ihrer Trichter einzelne pilzförmige Wucherungen aus der Wand der Leibeshöhle, und zwar links und rechts von der Ansatzstelle des Darmgekröses, entwickeln. In jede Wucherung dringt von der Aorta ein Blutgefäfs und löst sich hier ähnlich wie in den MALPIGHIschen Körperchen der Niere in ein Büschel von Kapillaren auf, die sich gleich darauf wieder zu einem abführenden Gefäfs vereinigen. Später geht meist aus den segmental angelegten Wucherungen des Bauchfells mit ihrer charakteristischen Gefäfsanordnung ein

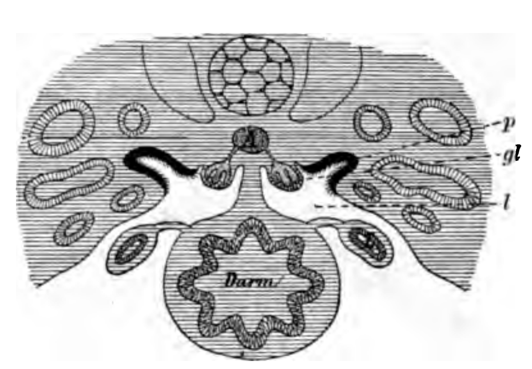


Fig. 227. Fig. 228.

Fig. 227. **Querschnitt durch eine sehr junge Kaulquappe von Bombinator in der Gegend des vorderen Endes des Dottersacks.** Nach GÖTTE.

a Falte des äufseren Keimblattes, die sich in die Rückenflosse fortsetzt, *is** Rückenmark, *m* Seitenmuskel, *as** äufsere Zellschicht der Muskelplatte, *s* Mesenchymzellen, *b* Übergang des parietalen in das viscerale Mittelblatt, *u* Vorniere, *f* Darmhöhle, *e* Darmblatt, in die Dotterzellenmasse *d* übergehend, *f'* ventraler Blindsack des Darms, der zur Leber wird.

Fig. 228. **Querschnitt durch die Vorniere von Triton taeniatus (6 mm).** Nach SEMON.

p Peritonealtrichter, *gl* Glomerulus, *l* Leibeshöhle.

gröfseres, einheitliches Gebilde hervor, der Vornierenknäuel (Vornierenglomerulus). Der schematisch gehaltene Querschnitt (Fig. 228) durch die Vorniere einer 6 mm langen Tritonlarve gibt eine klare Vorstellung über die Lagebeziehungen des Glomerulus (*gl*) zum Darmgekröse und zu den Nierentrichtern (*p*).

Nur bei denjenigen Wirbeltieren, bei denen die Vorniere vorübergehend wirklich in Funktion tritt, wie bei den Larven der Amphibien, bei Cyklostomen und Teleostiern, erreicht ihr Glomerulus eine ansehnliche Entwicklung, während er bei den Selachiern und den Amnioten rudimentär bleibt und später ganz zurückgebildet wird. Im ersteren Fall wird wahrscheinlich durch diese Einrichtung Flüssigkeit oder Harn-

wasser ausgeschieden, das dann durch die Öffnungen der Vornierenkanälchen aufgenommen und durch den gleich weiter zu besprechenden Vornierengang nach aufsen entleert wird. Bemerkenswert und für die Struktur der Vorniere charakteristisch ist dabei der eine Punkt, dafs der Gefäfsknäuel sich nicht in der Wand der Vornierenkanälchen selbst, wie es bei den Kanälchen der Urniere der Fall ist, sondern in der Wand der Leibeshöhle entwickelt hat, so dafs nur durch Vermittlung des letzteren das Harnwasser abgeführt werden kann. Zu diesem Zweck hat sich bei vielen Wirbeltieren noch der vordere Abschnitt der Leibeshöhle, der den Gefäfsknäuel und die Vornierentrichter enthält, gegen den übrigen Abschnitt mehr oder minder vollständig abgeschlossen, indem zwischen parietalem und visceralem Blatt des Bauchfells Verwachsungen nachträglich zustande gekommen sind und eine Art Vornierenkammer hervorgerufen haben. Bei den Teleostiern ist die Vornierenkammer vollständig abgeschlossen, teilweise dagegen nur bei Lepidosteus, Ichthyophis, Krokodilen und Cheloniern.

In welcher Weise mündet nun aber die Vorniere nach aufsen?

Es geschieht dies durch den Vornierengang, der sich in der oben beschriebenen Weise unmittelbar im Anschlufs an die Vorniere entwickelt. Vorn entstanden, wächst er allmählich so weit nach hinten, bis er den Enddarm erreicht und sich in die Kloake öffnet. Man findet ihn bei allen Wirbeltieren (Fig. 131 *Wd*) in der Gegend, wo die Ursegmente (*Pv*) an die Seitenplatte (*pp*) durch die sogenannte intermediäre Zellmasse angrenzen. Zur Zeit seiner Entstehung ist er immer dicht unter dem äufseren Keimblatt gelegen (Fig. 131 *Wd*); später entfernt er sich weiter von ihm und rückt in gröfsere Tiefe, indem sich embryonales Bindegewebe dazwischenschiebt (Fig. 137 *wd* u. Fig. 230 *ug*). Der Kanal hat eine Anzahl verschiedener Namen erhalten und wird in der Literatur als Vornierengang, Urnierengang, WOLFFscher Gang oder Segmentalgang aufgeführt. Die verschiedene Benennung erklärt sich daraus, dafs der Kanal im Laufe der Entwicklung des Nierensystems seine Funktion wechselt und ursprünglich nur für die Vorniere, später für die Urniere als Ausführungsgang dient.

Über die Entstehung des Kanals haben lange Zeit die Ansichten hin und her geschwankt. Aus den vielen, oft widersprechenden Untersuchungen scheint sich mir jetzt folgender Tatbestand zu ergeben, zu welchem auch RÜCKERT in seiner zusammenfassenden Darstellung der Harnorgane gekommen ist.

Bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme des Amphioxus, entwickelt sich der vordere Abschnitt des Vornierengangs aus dem mittleren Keimblatt in der Weise, dafs die früher beschriebenen, in geringer Anzahl segmental entstandenen Vornierenkanälchen mit ihren freien Enden nach hinten umbiegen und sich untereinander verbinden. Der mittlere und hintere Abschnitt dagegen zeigt nach den einzelnen Wirbeltierklassen eine zweifach verschiedene Bildungsweise.

Bei Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln endet der Vornierengang, wenn sich sein vorderer Abschnitt aus dem mittleren Keimblatt eben angelegt hat, nach hinten als Höcker, welcher in den Zwischenraum zwischen äufserem und mittlerem Keimblatt frei vorspringt. Der Höcker wächst dann durch Vermehrung seiner eigenen Zellen allmählich in die Länge, bis er den Enddarm erreicht und mit seiner Wand verschmilzt. Der mittlere und der hintere Abschnitt

des Vornierenganges schnürt sich also weder vom äufseren noch vom mittleren Keimblatt ab, wie von dieser oder jener Seite behauptet worden ist, noch bezieht er überhaupt von ihnen Zellenmaterial zu seiner Vergröfserung.

Die zweite Bildungsweise trifft man bei den Selachiern (WIJHE, RABL, BEARD, RÜCKERT) und bei den Säugetieren an (HENSEN, FLEMMING, Graf SPEE, KEIBEL). Wenn bei ihnen die Vorniere eben aus den Wucherungen des mittleren Keimblattes entstanden ist, setzt sich das hintere Ende des Vornierenganges, anstatt als Höcker nach hinten frei aufzuhören, alsbald mit dem äufseren Keimblatt in feste Verbindung. An den Befund, der von einem Selachier-Embryo in Fig. 225 dargestellt ist, schliefst sich in einer Querschnittserie bald ein Befund (Fig. 226) an, in welchem der Vornierengang jetzt als leistenartige Verdickung des äufseren Keimblattes erscheint. Durch das Studium verschieden alter Embryonen läfst sich dann weiter beobachten, dafs sich die leistenartige Verdickung des äufseren Keimblattes immer weiter nach rückwärts verlagert, während nach vorn von dieser Stelle der Gang sich abgelöst hat und selbständig geworden ist. Man findet also immer nur das hinterste Ende des in die Länge wachsenden Vornierenganges mit dem äufseren Keimblatt innig verbunden.

Hypothesen über Ontogenie und Phylogenie des Vornierenganges finden sich in der 7. Auflage meines Lehrbuchs der Entwicklungsgeschichte (S. 401—403) besprochen.

b) Die Urniere (WOLFFscher Körper). Der Urnieren- oder WOLFFsche Gang.

Nach Entstehung des Vornierensystems entwickelt sich bei allen Wirbeltieren nach Ablauf eines bald kürzeren, bald längeren Zeitintervalls eine noch umfangreichere, zur Harnsekretion dienende Drüse, die Urniere oder der WOLFFsche Körper. Frühzeitiger entwickelt sie sich dort, wo die Anlage der Vorniere von Anfang an nur eine rudimentäre ist, wie bei den Selachiern und Amnioten, relativ spät dagegen bei denjenigen Wirbeltieren, bei denen die Vorniere vorübergehend zur Funktion gelangt, wie bei den Amphibien und Teleostiern. Die Urniere legt sich unmittelbar nach hinten von den Vornierenkanälchen an dem folgenden Abschnitt des Vornierenganges an, den man daher von jetzt ab auch als Urnieren- oder WOLFFschen Gang bezeichnet.

Wenn es heifst, eine Drüse entwickelt sich am Urnierengang, wird man zunächst daran denken, dafs aus seiner Wand seitliche Sprossen hervorwachsen und sich verzweigen, wie es bei der Anlage von Drüsen aus dem äufseren oder dem inneren Keimblatt geschieht. Nichts Derartiges findet hier statt. Wie fast alle Beobachter übereinstimmend angeben, entwickeln sich die Drüsenkanälchen der Urniere unabhängig vom Urnierengang direkt oder indirekt aus dem Epithel der Leibeshöhle, und zwar steht ihre Entwicklung mit den Ursegmenten in enger Beziehung. Wenn diese sich von der Seitenplatte schärfer abzutrennen beginnen, entsteht an der Abschnürungsstelle ein dünner Stiel, der noch eine Zeitlang einen Zusammenhang zwischen beiden Teilen vermittelt (Fig. 229 *vb*) und daher Ursegmentkommunikation genannt worden ist. Denn er besitzt bei den Selachiern

eine kleine Höhle, welche die Ursegmenthöhle mit der Leibeshöhle verbindet. Bei den Amnioten ist er solid (Fig. 231). Da hier aufserdem die hintereinander gelegenen Stränge dicht zusammengedrängt sind, erscheinen sie wie eine zusammenhängende, zwischen Ursegmente und Seitenplatte hineingeschobene Zellenmasse, die man früher auch Mittelplatte, intermediäre Zellmasse oder Urnierenblastem genannt hat. Den schon früher beschriebenen Urnierengang sieht man dicht an den Verbindungsstielen der Ursegmente lateral von ihnen seinen Weg nehmen. Jeder Verbindungsstiel nun, welchen Rückert geradezu ein Nephrotom nennt im Gegensatz zum übrigen Teil des Ursegments, welcher die Muskelplatte (Myotom) und das Zellenmaterial für das skelettogene Gewebe (Sklerotom) liefert, wandelt sich späterhin zu einem Urnierenkanälchen um. Während sein eines Ende mit der Leibeshöhle verbunden bleibt, trennt sich das andere vom Ursegment

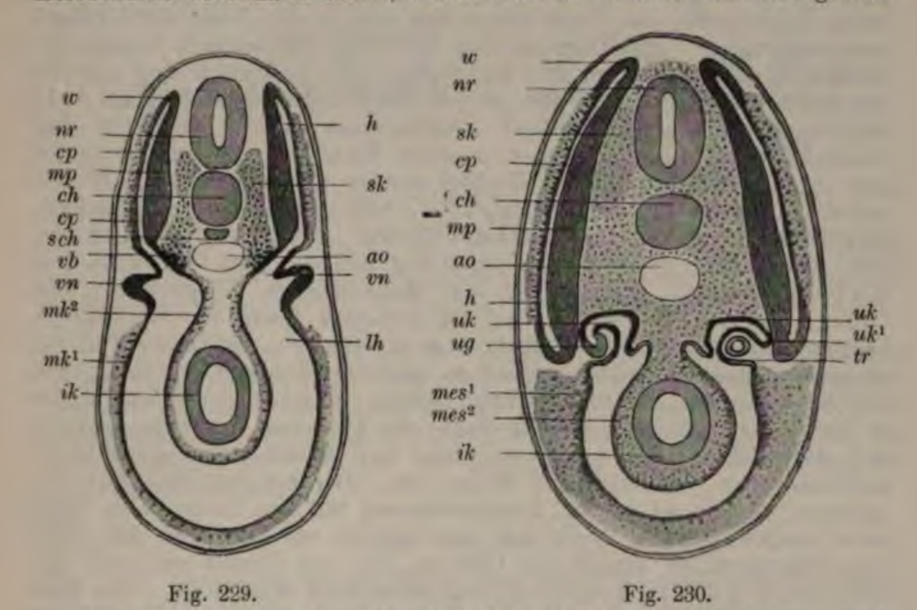


Fig. 229 u. 230. **Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachier-Embryonen.** Nach Wijhe. Siehe Erklärung Seite 118.

ab (Fig. 230 *uk*¹), legt sich dann dicht an den Urnierengang an, verschmilzt mit seiner Wand und öffnet sich in ihn. Auf dem Schema (Fig. 230) ist rechts die Ablösung des Verbindungsstiels von dem Ursegment, links die Verschmelzung des abgelösten Endes mit dem Urnierengang dargestellt. Dieser ganzen Entstehungsweise nach ist die Urniere ein von vornherein segmental angelegtes Organ. Denn wie bei den Selachiern am besten zu verfolgen ist, entwickelt sich je ein Urnierenkanälchen in je einem Segment. — Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren sind die Verbindungsstiele der Ursegmente mit der Seitenplatte solide Zellenstränge (Nephrotome, Urnierenstränge), die sich erst nach ihrer Verschmelzung mit dem Urnierengang aushöhlen (Fig. 137 *st*); auch werden sie jetzt deutlicher als gesonderte Kanäle erkennbar, indem sie weiter auseinandergerückt und durch schärfere Konturen gegen das umgebende Gewebe abgesetzt sind.

Die Urniere vergröfsert sich allmählich von vorn nach hinten und erreicht dabei zu beiden Seiten des Darmgekröses eine grofse Ausdehnung, indem sie von der Lebergegend bis nahe zum hinteren Ende der Leibeshöhle herabreicht; sie gewinnt eine sehr regelmäfsige, zierliche Beschaffenheit, wie die Abbildung eines 25 Tage alten Hundeembryo zeigt (Fig. 150 *un*); sie kann als eine kammförmige Drüse bezeichnet werden, zusammengesetzt aus einem lateral in einiger Entfernung vom Mesenterium gelegenen, längs verlaufenden Sammelrohr und medianwärts ansitzenden, kurzen Querästchen, den Urnierenkanälchen.

Bald nach ihrer Verbindung mit dem Urnierengang beginnen die einzelnen Urnierenkanälchen etwas in die Länge zu wachsen, sich dabei S-förmig aufzuwinden und in drei Abschnitte zu sondern. Der mittlere Abschnitt weitet sich aus und gestaltet sich zu einer Bowmanschen Kapsel um. An diese treten von den in der Nähe der Urniere vorbeiziehenden, primitiven Aorten einzelne Querästchen heran und lösen sich in ein Büschel von Kapillaren auf, aus denen sich ein abführendes Gefäfs sammelt und zu den Kardinalvenen (siehe Kap. XII) begibt. Der Blutgefäfsknäuel (Glomerulus) wächst nun in das Epithelbläschen hinein, dessen mediale Wand er vor sich hertreibt und in das Innere einstülpt. Hierbei werden am eingestülpten Wandteil die Epithelzellen stark abgeplattet, während sie auf der entgegengesetzten Seite hoch und kubisch bleiben. Ein derartiges Gebilde, das aus einem Gefäfsknäuel und der umhüllenden Bowmanschen Kapsel besteht, nennen wir ein Malpighisches Körperchen, ein Organ, das für die Urniere und die bleibende Niere der Wirbeltiere überaus bezeichnend ist. Aufser dem erweiterten, mittleren Teil ist an jedem Urnierenkanälchen noch zu unterscheiden erstens ein engeres Verbindungsstück mit dem Urnierengang, welches mehr und mehr in die Länge wächst, und zweitens ein kürzeres Verbindungsstück mit der Leibeshöhle. Letzteres bildet sich in den einzelnen Wirbeltierklassen in verschiedener Weise um. Bei einigen, wie bei Selachiern, behält es seinen Zusammenhang mit der Leibeshöhle auch beim ausgewachsenen Tiere bei und beginnt am Bauchfell mit einer von Flimmerzellen umgebenen Öffnung, die, von Semper entdeckt, als Nierentrichter (Nephrostom) bezeichnet worden ist. Die Einrichtung erinnert an ähnliche Gebilde, welche die Exkretionsorgane der gegliederten Würmer besitzen. Bei den Amnioten indessen lösen sich die Urnierenkanälchen von dem Epithel der Leibeshöhle ebenso wie von den Ursegmenten frühzeitig und vollständig ab und verlieren dadurch jede Beziehung zur Leibeshöhle.

Bei den meisten Wirbeltieren entwickelt sich die Urniere zu einem voluminösen Organ. Es beginnen nämlich die zuerst kurzen Urnierenkanälchen stärker in die Länge zu wachsen und sich dabei in zahlreiche Windungen aufzuschlängeln (Fig. 231 *s.t*). Aufserdem kommt es zur Entstehung neuer Kanälchen zweiter und dritter Ordnung. Auch diese bilden sich wieder unabhängig vom Urnierengang dorsal von den zuerst entstandenen Querkanälchen; sie nähern sich mit ihrem blinden Ende dem primären Harnkanälchen und vereinigen sich mit seinem Endabschnitt, welcher sich so zu einem Sammelrohr umwandelt. Gleichzeitig legt sich an einem jeden von ihnen auch ein Malpighisches Körperchen an. Gewöhnlich findet sich bei den meisten Wirbeltieren das Verhältnis durchgeführt, dafs der vorderste Teil,

der später zu den Geschlechtsdrüsen in Beziehung tritt, einfache Kanälchen behält, und dafs nur der hintere Teil durch Bildung sekundärer und tertiärer Anlagen in eine zusammengesetztere Form übergeht. — Je mehr die Urniere mit der Schlängelung ihrer Kanälchen und ihrer weiteren Differenzierung an Volum zunimmt, um so mehr grenzt sie sich von ihrer Umgebung ab und tritt aus der Rumpfwand als deutlich gesondertes Organ in die Leibeshöhle hervor, wo sie zu beiden Seiten des Darmgekröses ein vorspringendes Band bildet (Fig. 234 *WK*).

Das fernere Schicksal der Urniere ist in den einzelnen Wirbeltierklassen ein verschiedenes. Bei den Anamnia (Fischen und Amphibien) wird die Urniere zum bleibenden Harnorgan und gewinnt aufserdem noch Beziehungen zum Geschlechtsapparat, auf welche später

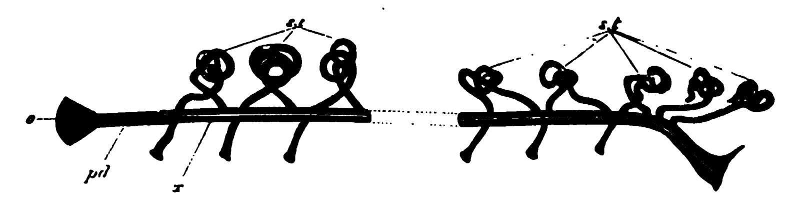


Fig. 231. **Schema des ursprünglichen Zustandes der Niere beim Selachier-Embryo.**
pd Urnierengang, der sich bei *o* in die Leibeshöhle und am anderen Ende in die Kloake öffnet, *x* Linie, längs welcher sich vom Urnierengang der am Schema nach unten gelegene Müllersche Gang abteilt, *s.t* Urnierenkanälchen, die einerseits in die Leibeshöhle, anderseits in den Urnierengang münden.

eingegangen werden wird. Bei Vögeln und Säugetieren dagegen fungiert die Urniere nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens; bald nach ihrer Anlage erfährt sie schon Rückbildungen und bleibt schliefslich nur teilweise erhalten, soweit sie in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt und zur Ausführung der Geschlechtsprodukte mit verwendet wird.

c) Die Niere.

Die Ausscheidung des Harns übernimmt bei den höheren Wirbeltieren eine dritte, am hinteren Endstück des Urnierenganges sich anlegende Drüse: die bleibende Niere. Ihre Bildungsgeschichte, welche von der der Urniere sehr abzuweichen scheint, bereitet der Untersuchung gröfsere Schwierigkeiten. Nach den übereinstimmenden Angaben aller Forscher bildet sich zuerst in der von Kupffer entdeckten Weise am Ende des Urnierenganges aus seiner dorsalen Wandung eine Ausstülpung, der Harnleiter oder Ureter; dann wächst er nach vorn in die Länge, eingehüllt in ein zellenreiches Gewebe, „Nierenmesenchym“, welches die bindegewebigen Bestandteile der Niere liefert. Der Harnleiter weitet sich hierauf an seinem blinden Ende etwas aus und liefert den bei den Säugetieren als Nierenbecken bezeichneten Abschnitt. Aus ihm gehen durch Sprossung die Nierenkelche und aus diesen durch weiter fortgesetzte Sprossung und Teilung die Ausflufsröhren (Ductus papillares) und Sammelröhren hervor.

Während so weit die Verhältnisse klar liegen, stehen sich über den weiteren Verlauf der Nierenentwicklung zwei Ansichten gegen-

über. Nach der älteren Ansicht, die neuerdings wieder in GOLGI und SEDGWICK MINOT (siehe dessen Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, S. 526) ihre Verteidiger gefunden hat, bildet sich aus dem Harnleiter das ganze Kanalsystem der Niere nach Art des gewöhnlichen Drüsenwachstums. Es sprossen also aus den Sammelröhren auch die HENLEschen Schleifen, die gewundenen Harnkanälchen etc. hervor.

Nach der zweiten Ansicht dagegen (SEMPER, BRAUN, FÜRBRINGER, KUPFFER, SEDGWICK und BALFOUR) entwickelt sich die bleibende Niere aus zwei getrennten Anlagen, die erst sekundär in Beziehung zueinander treten: die Marksubstanz mit ihren Sammelröhren aus dem Harnleiter, die Rindensubstanz dagegen mit den gewundenen Kanälchen und den HENLEschen Schleifen aus einer besonderen Anlage, dem „Nierenblastem". Nach dieser Ansicht würde demnach eine Übereinstimmung stattfinden zwischen der Entwicklung der Niere und der Urniere, insofern bei letzterer der Urnierengang und die Urnierenkanälchen ja auch getrennt entstehen, um erst später sekundär durch Verwachsung zueinander in Beziehung zu treten. Forscher, die der zweiten Ansicht huldigen, haben daher auch die bleibende Niere als eine jüngere, reicher entwickelte Generation von Urnierenkanälchen gedeutet.

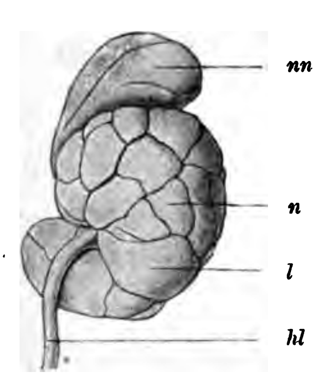


Fig. 232. **Niere und Nebenniere eines menschlichen Embryo am Ende der Schwangerschaft.** *nn* Nebenniere, *n* Niere, *l* Lappen der Niere, *hl* Harnleiter.

Um die Streitfrage zu lösen, bei welcher Behauptung gegen Behauptung steht, sind jedenfalls noch weitere Untersuchungen von mehreren Vertretern der Klasse der Säugetiere sehr erwünscht.

Die voluminöser gewordene Niere, welche bald die Urniere an Gröfse überflügelt hat, ist anfangs aus einzelnen, durch tiefe Furchen getrennten Lappen zusammengesetzt (Fig 232). Die Lappung bleibt bei den Reptilien, Vögeln und einzelnen Säugetieren (Cetaceen) dauernd erhalten. Bei den meisten Säugetieren jedoch verschwindet sie, ebenso wie beim Menschen (bei dem letzteren nach der Geburt). Die Oberfläche der Niere gewinnt eine vollständig glatte Beschaffenheit; nur noch die innere Struktur (MALPIGHIsche Pyramiden) weist auf die Zusammensetzung aus einzelnen, ursprünglich auch äufserlich gesonderten Abschnitten hin.

Der Übersichtlichkeit halber wurde die Entwicklung der drei Abschnitte: der Vorniere, Urniere und bleibenden Niere, bisher im Zusammenhang besprochen. Dabei wurden andere Vorgänge einstweilen aufser acht gelassen, welche sich gleichzeitig in der Umgebung der Urnierenanlage abspielen. Sie betreffen die Ausbildung des MÜLLERschen Ganges, der Geschlechtsorgane und der Nebenniere.

d) Der MÜLLERsche Gang.

Der MÜLLERsche Gang ist ein Kanal, der bei Embryonen der meisten Wirbeltiere (Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel und

Säugetiere) ursprünglich parallel und dicht neben dem Urnierengang vorgefunden wird, ein Kanal, der sich in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern anlegt, aber später in jedem eine verschiedene Verwendung findet. Er nimmt bei niederen Wirbeltieren seine Entstehung aus dem Urnierengang, was am leichtesten bei den Selachiern (SEMPER, BALFOUR, HOFFMANN, RABL) zu verfolgen ist. Hier weitet sich der Urnierengang aus, erhält auf dem Querschnitt (Fig. 233 4) eine ovale Form und gewinnt an seiner dorsalen (*sd*) und ventralen Hälfte (*od*), welche letztere an das Peritonealepithel unmittelbar angrenzt, eine verschiedene Beschaffenheit. An der dorsalen Hälfte münden die Urnierenkanälchen ein, während ventralwärts sich die Wand bedeutend verdickt. Hierauf erfolgt eine Trennung der beiden Teile, die in geringer Entfernung vom vorderen Ende beginnt (Querschnitt 3—1) und nach hinten bis zur Einmündungsstelle in den Enddarm fortschreitet. Das dorsal gelegene Spaltungsprodukt ist der bleibende Urnierengang (*wd*); er zeigt ursprünglich ein weiteres Lumen und nimmt die Harnkanälchen auf (Fig. 231 *st*). Ventral zwischen ihm und dem Epithel der Leibeshöhle liegt der MÜLLERsche Gang (Fig. 233 *od* u. 231), der zuerst nur wenig durchgängig ist, später sich aber viel bedeutender ausweitet. Beim Spaltungsprozefs wird ihm das vordere Anfangsstück des primären Kanals (Fig. 231 *pd*) zugeteilt, welches auf S. 224 als Vorniere beschrieben wurde und durch einen Flimmertrichter (Fig. 231 *o*) in die Leibeshöhle ausmündet. Der Flimmertrichter wird zum Ostium abdominale tubae.

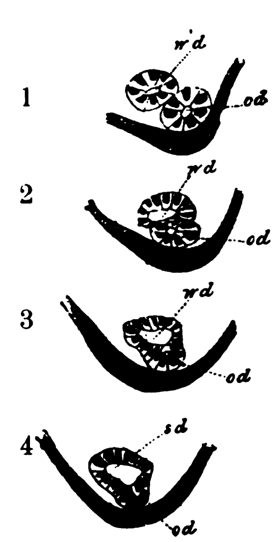


Fig. 233. Vier Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Urnierenganges eines weiblichen Embryo von Scyllium canicula. Nach BALFOUR. Die Abbildung zeigt, wie sich vom Urnierengang *sd* und *wd* der MÜLLERsche Gang *od* abspaltet.

Die Spaltung des einfachen Urnierenganges in zwei dicht nebeneinandergelegene Kanäle ist ein eigentümlicher Vorgang, der nur verständlich wird unter der Voraussetzung, dafs der Urnierengang eine doppelte Funktion besessen hat. Wahrscheinlich diente er ursprünglich sowohl zur Ausführung des von den Urnierenkanälchen gelieferten Sekretes, als auch nahm er durch seine Vornierentrichter aus der Leibeshöhle die bei der Reife in sie entleerten Geschlechtsprodukte, Eier oder Samenfäden, auf und leitete sie nach aufsen. Ähnliches beobachtet man häufig bei wirbellosen Tieren, z. B. in verschiedenen Abteilungen der Würmer, bei denen auch die Segmentalkanäle, welche die Leibeswand durchbohren, sowohl Exkrete des Körpers als auch die Geschlechtsprodukte nach aufsen befördern. Bei den Wirbeltieren ist dann eine jede der zwei Funktionen auf einen besonderen Kanal übertragen worden, von denen der eine die Verbindung mit der Leibeshöhle verliert, dagegen mit den queren Urnierenkanälchen in Zusammenhang bleibt, der andere die Flimmertrichter der Vorniere zugeteilt erhält und so zur Ausführung der Geschlechtsprodukte (Eier) geeignet wird.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren ist die Entwicklungs-

weise des MÜLLERschen Ganges besonders im Vergleich zu den bei Selachiern und Amphibien beobachteten Verhältnissen noch Gegenstand wissenschaftlicher Kontroverse, über welche mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte (VII. Aufl. S. 413) nähere Auskunft gibt.

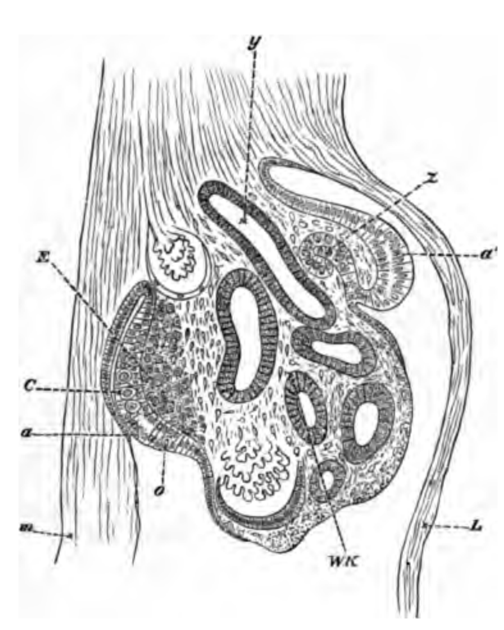


Fig. 234. **Querschnitt durch die Urniere, die Anlage des Müllerschen Ganges und die Keimdrüse beim Hühnchen vom vierten Tage.** Nach WALDEYER. Vergr. 160fach.

m Mesenterium, *L* Rumpfplatte, *a'* die Gegend des Keimepithels, von welcher sich das vordere Ende des MÜLLERschen Ganges (*z*) eingestülpt hat, *a* verdickte Partie des Keimepithels, in welcher die primären Keimzellen *C* und *o* liegen. *E* modifiziertes Mesenchym, woraus das Stroma der Keimdrüse gebildet wird, *WK* Urniere, *y* Urnierengang.

Wir beschränken uns hier auf folgende Angaben: Zur Zeit, wo die Urniere schon weiter ausgebildet ist und einen in die Leibeshöhle vorspringenden, bandartigen Körper (die Urnierenfalte) darstellt, ist in ihrem vorderen Bereiche und an ihrer lateralen Fläche das kraniale Ende des MÜLLERschen Ganges als Rinne angelegt, die von Cylinderzellen ausgekleidet wird. Sie liegt ganz in der Nähe des Urnierenganges und wird später zum Ostium abdominale tubae. Etwas mehr distalwärts geht die Rinne in einen Epithelstrang über (Fig. 234 *z*), welcher sich bald vom Peritonealepithel ganz ablöst, sich mit seinem blinden Ende der ventralen Wand des Urnierenganges dicht anschmiegt und von seinem Epithel kaum mehr zu unterscheiden ist. Schnitte durch entsprechend alte Embryonen von Vögeln, Säugetieren und vom Menschen (Fig. 235) liefern gleiche Befunde. Die Anlage wächst dann mit ihrem hinteren Ende immer dem Urnieren-

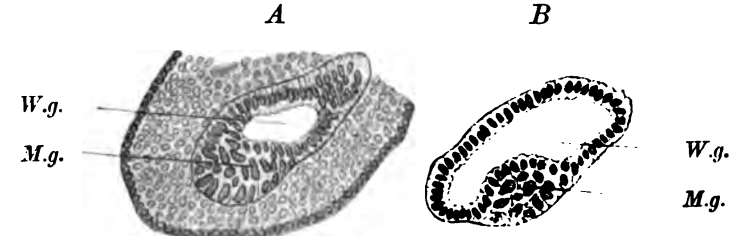


Fig. 235. **Querschnitt durch den Wolffschen und Müllerschen Gang zweier menschlicher Embryonen.** Nach NAGEL.

A eines menschlichen Embryo von 21 mm Länge, *B* eines männlichen Embryo von 22 mm Länge.

W.g. WOLFFscher Gang, *M.g.* Ende des in Entwicklung begriffenen MÜLLERschen Ganges.

gang dicht angeschmiegt und ihm folgend, weiter nach hinten, bis sie die Kloake erreicht und in sie einmündet. Gleichzeitig trennt sie sich etwas vor ihrem jeweiligen hinterem Ende schärfer vom Urnierengang ab und liefert so einen soliden Zellenstrang, der zwischen Peritonealepithel und Urnierengang gelegen ist und allmählich durch Auseinanderweichen seiner Zellen eine Höhlung erhält.

Es ist eine Streitfrage, ob das hintere Ende des MÜLLERschen Ganges selbständig nach hinten auswächst, oder ob die innige Verbindung mit dem Urnierengang in der Weise zu deuten ist, dafs hier von letzterem eine Art Abspaltung stattfindet. Im zweiten Falle würde die Entwicklung des MÜLLERschen Ganges bei den höheren Wirbeltieren sich von dem bei Selachiern und Amphibien beobachteten Vorgang ableiten lassen.

e) Das Keimepithel.

Zur Zeit, wo sich der MÜLLERsche Gang anlegt, sind bei den Wirbeltieren auch die ersten Spuren der Geschlechtsdrüsen nachzuweisen. Ihr Mutterboden ist gleichfalls das Epithel der Leibeshöhle. Dieses gewinnt z. B. beim Hühnchen, welches der Beschreibung zur Grundlage dienen soll, in den verschiedenen Bezirken der Leibeshöhle ein verschiedenes Aussehen (Fig. 234): an den meisten Stellen platten sich die Epithelien aufserordentlich ab und nehmen die Beschaffenheit des späteren „Endothels" an. Auch auf den Urnieren, die als dicke, blutreiche Falten in die Leibeshöhle vorspringen, ist im gröfsten Bereich das Epithel stark abgeplattet, erhält sich dagegen in seiner ursprünglichen Beschaffenheit 1) an ihrer lateralen Fläche längs eines Streifens (*a'*), an welchem sich, wie wir oben gesehen haben, der MÜLLERsche Gang entwickelt, und 2) längs eines Streifens (*a*), der an der medialen Seite der Urniere von vorn nach hinten hinzieht und als Keimepithel (WALDEYER) bezeichnet wird. Von ihm leiten sich die Keimzellen her: im weiblichen Geschlecht die Ureier, im männlichen die Ursamenzellen.

f) Der Eierstock.

Die Entwicklung des Eierstocks ist bis auf einige strittige Punkte ziemlich genau bekannt, sowohl bei niederen als auch bei höheren Wirbeltieren, daher ich mich einfach auf die Darstellung der Befunde beschränken kann, welche man von dem Hühnchen und den Säugetieren erhalten hat.

Am fünften Bebrütungstag etwa nimmt das Keimepithel beim Hühnchen an Dicke bedeutend zu und wird 2—3 Zellenlagen stark. In ihm treten einige Elemente hervor, die sich durch Protoplasmareichtum und durch grofse und rundliche Kerne auszeichnen (Fig. 234 *C* u. *o*), die sogenannten Ureier (WALDEYER). Unter dem Keimepithel findet sich zu jener Zeit schon embryonales Bindegewebe vor, mit sternförmigen Zellen (*E*), welche in lebhafter Wucherung begriffen sind. Auf diese Weise entsteht an der medialen Seite der Urniere die Geschlechtsleiste, welche von den Harnkanälchen durch eine dazwischen befindliche geringe Quantität von embryonaler Bindesubstanz getrennt ist

Ähnliche Veränderungen wie beim Hühnchen treten bei Säugern auf, mit dem Unterschied, dafs das Keimepithel eine viel bedeutendere Dicke zu erreichen scheint. Auf älteren Entwicklungsstadien verlieren die Grenzen zwischen dem Keimepithel, welches in starker Wucherung begriffen ist und daher zahlreiche Kernteilungsfiguren aufweist, und zwischen dem unter ihm liegenden Gewebe mehr und mehr an Deutlichkeit. Es rührt dies einfach daher, dafs jetzt ein Durchwachsungsprozefs des Epithels und des embryonalen Bindegewebes stattfindet (Fig. 236). Mit Absicht sage ich: ein Durchwachsungsprozefs, indem ich unentschieden lasse, ob mehr das Keimepithel infolge seiner Entwicklung in das embryonale Bindegewebe in Form von Strängen und einzelnen Zellgruppen hineinwuchert, oder ob das Bindegewebe mit Fortsätzen in das Epithel dringt. Wahrscheinlich sind beide Gewebe an dem Vorgang aktiv beteiligt.

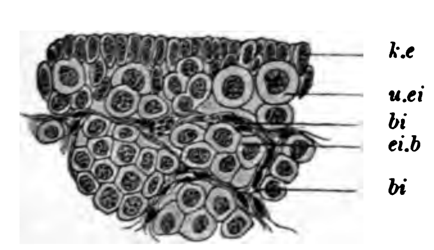


Fig. 236. **Querschnitt durch den Eierstock eines fünf Tage alten Kaninchens.** Stark vergrößert. Nach BALFOUR.
k.e Keimepithel, *u.ei* Ureier, *ei.b* Eiballen, *bi* Bindegewebe.

Infolge des Durchwachsungsprozesses, welcher lange Zeit während der Entwicklung fortdauert, gehen aus dem Keimepithel dünnere und stärkere Zellenstränge und Ballen (Fig. 236 u. 237) hervor, welche nach ihrem Entdecker den Namen der PFLÜGERschen Schläuche erhalten haben. Zuweilen treten sie hier und da durch seitliche Äste in Verbindung miteinander. Zusammen mit dem sie trennenden Bindegewebe bilden sie die Grundlage für die Rinde des Eierstocks. In den PFLÜGERschen Schläuchen werden allmählich zweierlei Arten von Zellen besser unterscheidbar: Follikelzellen und Ureier, wie man an der Abbildung eines älteren Stadiums (Fig. 238) deutlich sieht. Während nun die Follikelzellen durch fortwährende Teilungsprozesse zahlreicher und kleiner werden, nehmen die Ureier an Gröfse immer mehr zu und erhalten sehr

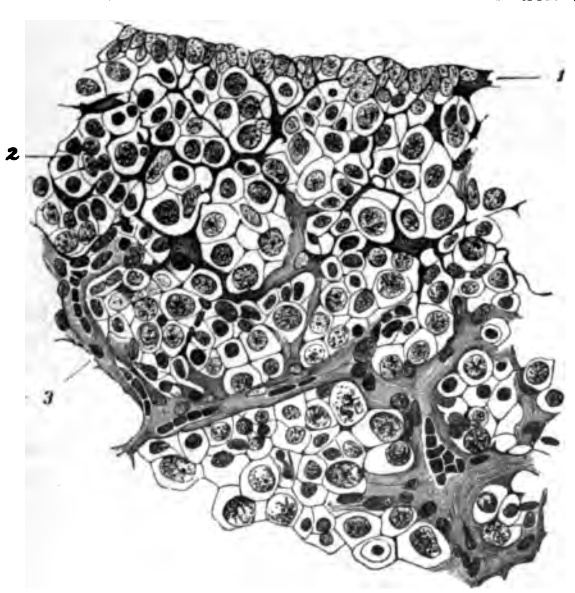


Fig. 237. **Schnitt durch den Eierstock eines menschlichen Embryos von 11 cm Rumpflänge.** Nach NAGEL.
1. Äufsere Schicht der Eierstockanlage (das spätere Eierstockepithel), *2.* Eifächer, *3.* Stroma-Gefäfse.

ansehnliche, bläschenförmige Kerne mit einem deutlich entwickelten Fadennetz. Sie liegen selten vereinzelt in den Strängen und Balken der Follikelzellen, sondern gewöhnlich in Gruppen, in förmlichen „Einestern“, zusammen (Fig. 238 *ei.b*).

Während der Vergröfserung der Eizellen leitet sich ein zweites Stadium des Durchwachsungsprozesses von Epithel und Bindegewebe ein: das Stadium der Follikelbildung (Fig. 238). An der Grenze zwischen der Mark- und Rindenzone des Eierstocks wuchert das blutgefäfsführende Bindegewebe der Umgebung in die PFLÜGERschen Schläuche (*e.sch*) und Nester (*ei.b*) hinein und teilt sie in lauter kuglige Körper, in die einzelnen Follikel (*f*), ab. Ein solcher enthält ein einziges Ei, das ringsum von einer Schicht von Follikelzellen eingehüllt ist. Von der Marksubstanz aus schreitet die Auflösung in Follikel immer mehr nach dem Keimepithel vor, doch erhalten sich unter ihm längere Zeit PFLÜGERsche Schläuche, die mit ihm durch dünne Epithelstränge (*e sch*) in Zusammenhang bleiben und in Entwicklung begriffene Eier einschliefsen.

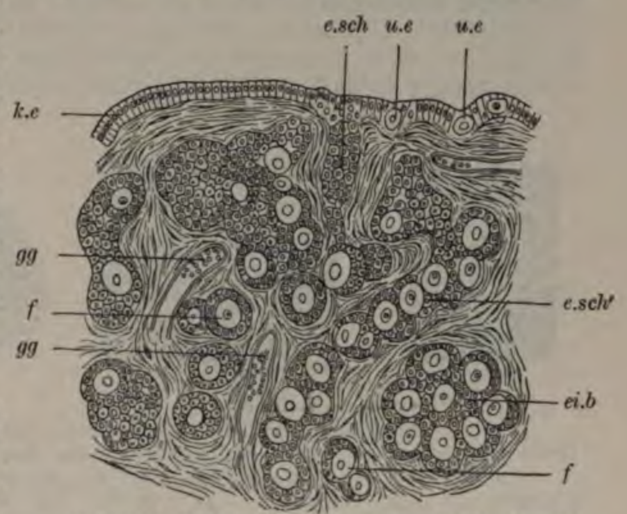


Fig. 238. **Teil eines sagittalen Durchschnitts vom Eierstock eines neugeborenen Kindes.** Stark vergröfsert. Nach WALDEYER.

k.e Keimepithel, *e.sch* PFLÜGERsche Schläuche, *u.e* im Keimepithel gelegene Ureier, *e.sch'* langer, in Follikelbildung begriffener PFLÜGERscher Schlauch, *ei.b* Eiballen, ebenfalls in der Zerlegung in Follikel begriffen, *f* jüngste, bereits isolierte Follikel, *gg* Gefäfse.

In den Schläuchen und Eiballen sind die Primordialeier und die kleineren Epithelzellen, das spätere Follikelepithel, zu unterscheiden.

Die Neubildung von PFLÜGERschen Schläuchen und von jungen Eiern ist ein Prozefs, der bei niederen Wirbeltieren während des ganzen Lebens vor sich geht, bei höheren dagegen nur auf die Periode der embryonalen Entwicklung oder die ersten Lebensjahre beschränkt zu sein scheint. Im ersteren Falle, bei einer uneingeschränkten Neubildung, kann man auch am ausgewachsenen Tiere Eikeime bald an den verschiedensten Stellen des Eierstocks antreffen, bald findet man sie nur auf bestimmte Gegenden der Drüse beschränkt. Im zweiten Falle erlischt die Ureierbildung im Keimepithel wohl um so frühzeitiger, je geringer das gesamte, während des Lebens nach aufsen entleerte Eiquantum ist. So gibt WALDEYER vom Menschen an, dafs im zweiten Lebensjahre eine Entstehung neuer Eier nicht mehr nachzuweisen sei. Trotzdem ist auch beim Menschen die Anzahl der in einem einzigen Eierstock enthaltenen Eianlagen schon eine aufserordentlich grofse. Man hat sie bei einem geschlechtsreifen Mädchen auf 36000 geschätzt. Bei anderen Säuge-

tieren (Hund, Kaninchen, Fledermaus) scheint die Neubildung länger anzudauern.

Im Anschlufs an die erste Entstehung der Follikel will ich hier gleich noch einige Angaben über ihre weitere Umbildung folgen lassen. Dieselbe ist bei den verschiedenen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Säugetiere, eine sehr ähnliche. Bei den meisten Wirbeltieren besteht der Follikel zuerst aus einer kleinen, zentral gelegenen Eizelle und einer einfachen Lage einhüllender, kleiner Follikelzellen. Beide grenzen sich bald schärfer durch eine Dotterhaut oder Membrana vitellina gegeneinander ab. An älteren Follikeln haben beide Teile an Gröfse zugenommen. Die Follikelzellen wachsen gewöhnlich zu längeren Cylindern aus und scheinen bei der Ernährung des Eies eine nicht unwesentliche Rolle zu spielen. Bei vielen Tieren, z. B. bei Haien und Dipneusten, hat man in ihnen Dotterkörnchen, wie in der Eizelle selbst, vorgefunden und hieraus, wie aus anderen Erscheinungen, geschlossen, dafs die Follikelzellen aus der gefäfshaltigen



Fig. 239.

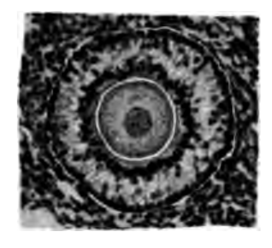


Fig. 240.



Fig. 241.

Fig. 239—241. **Drei Entwicklungsstadien der Eifollikel eines Säugetieres aus Schnitten durch den Eierstock der Katze.** Nach Hertwig.

Fig. 239, Ei, von einer einfachen Lage cylindrischer Follikelzellen umgeben, Fig. 240, von einer doppelten Lage, Fig. 241, von einer mehrschichtigen Lage umgeben. Im Follikelepithel der Fig. 241 sind mehrere mit Liquor folliculi erfüllte Spalten entstanden.

Follikelkapsel Nahrungssubstanz aufnehmen und sie weiter zum Ei transportieren. Eine derartige Ernährung wird dadurch erleichtert, dafs die Dotterhaut von Kanälchen durchbohrt ist, durch welche die Follikelzellen Protoplasmafäden nach dem Ei hindurchsenden. Wenn das Ei seine vollständige Gröfse erreicht hat, verliert das Follikelepithel seine Bedeutung als Ernährungsorgan und plattet sich mehr und mehr ab.

Bei niederen Wirbeltieren werden die reifen Eizellen gewöhnlich in grofser Masse auf einmal, häufig im Verlauf weniger Tage, ja selbst Stunden, entleert. Es geschieht in der Weise, dafs die Bindegewebshülle platzt und ein Austreten der Eier in die Leibeshöhle veranlafst, wie bei Fischen und den meisten Amphibien. Nach der Entleerung ist der Eierstock, welcher vorher aufserordentlich grofs war, auf einen ganz kleinen Strang zusammengeschrumpft und schliefst jetzt nur noch junge Eikeime ein, die zum Teil bis zum nächsten Jahre heranzureifen bestimmt sind.

In etwas anderer Weise verläuft bei den Säugetieren und dem Menschen die Bildung der Follikel. Diese enthalten ursprünglich, wie bei den übrigen Wirbeltieren, auch nur ein kleines Ei und eine

einfache Lage von Follikelzellen, die zuerst platt sind, darauf kubische, dann cylindrische Form annehmen (Fig. 238*f* u. 239). Eine Zeitlang umhüllen die Follikelzellen das Ei in einfacher Lage, dann aber wuchern sie, teilen sich und wandeln sich in eine dicke, zuerst zweischichtige (Fig. 240), dann vielschichtige (Fig. 241) Hülle um. Noch gröfser aber wird der Unterschied von dem oben beschriebenen Entwicklungsgang dadurch, dafs von den gewucherten Follikelzellen eine Flüssigkeit, der Liquor folliculi, abgeschieden wird, welche sich neben dem Ei in einer kleinen Höhlung ansammelt (Fig. 241).

Infolge beträchtlicher Zunahme der Flüssigkeit wird der ursprünglich solide Follikel schliefslich in ein mehr oder minder grofses Bläschen (Fig. 242 u. 243) umgewandelt, welches von dem Holländer Regnier de Graaf vor zwei Jahrhunderten entdeckt und für das Ei des Menschen erklärt worden ist. Die Bildung hat auch nach ihm den Namen des Graafschen Bläschens erhalten. Ein solches besteht nunmehr (Fig. 243): 1) aus einer äufseren bindegewebigen,

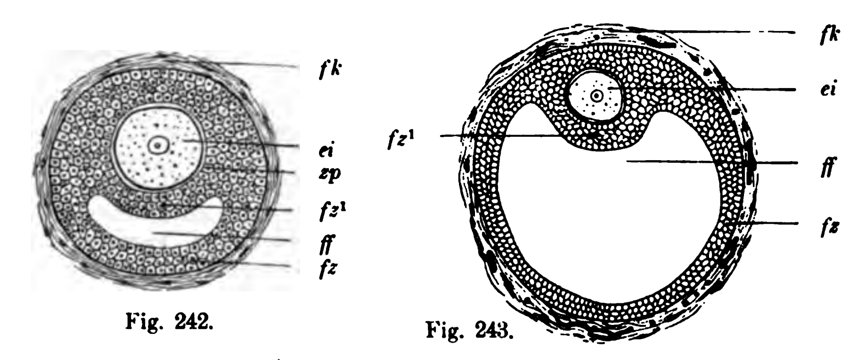


Fig. 242. Fig. 243.

Fig. 242 u. 243. Zwei Entwicklungsstadien von Graafschen Bläschen. Fig. 242 mit beginnender Entwicklung von Follikelflüssigkeit, Fig. 243 mit gröfserer Ansammlung derselben.

ei Ei, *fz* Follikelzellen, *fz*¹ Follikelzellen, welche das Ei einhüllen und den Discus proligerus bilden, *ff* Follikelflüssigkeit (Liquor folliculi), *fk* Follikelkapsel (Theca folliculi), *zp* Zona pellucida.

Blutgefäfse führenden Hülle (*fk*), der Theca folliculi, 2) aus einem ihrer Innenfläche auflagernden, mehrschichtigen Epithel von kleinen Follikelzellen (*fz*), der Membrana granulosa, 3) aus dem Liquor folliculi (*ff*) und 4) aus dem Ei (*ei*), das ursprünglich im Zentrum des Follikels lag, jetzt aber an die Peripherie gedrängt worden ist. Hier bedingt es, in eine grofse Menge von Follikelzellen (*fz*¹) eingehüllt, an der Wand einen nach innen gerichteten Vorsprung, den Eihügel oder Discus proligerus.

Wenn das Ei seine vollständige Reife erlangt hat, geschieht seine Entleerung durch ein Platzen des Graafschen Follikels, welcher dann beim Menschen etwa einen Durchmesser von 5 mm erreicht hat und eine hügelartige Hervorwölbung an der Oberfläche des Eierstocks hervorruft. Durch den Rifs strömt die Follikelflüssigkeit aus und reifst dabei das Ei aus dem Keimhügel (Discus proligerus) mit heraus. Das Ei gerät zunächst in die Bauchhöhle, umgeben von einer geringen Menge von Follikelzellen, welche noch der Zona pellucida anhaften (Fig. 5); dann wird es von dem Eileiter aufgenommen.

In den Hohlraum des Bläschens, der durch den Ausfluſs der Flüssigkeit entstanden ist, findet ein Bluterguſs aus den in der Umgebung geborstenen Gefäſsen statt. Das Blut gerinnt und wandelt sich unter Wucherung der angrenzenden Gewebe in den gelben Körper (das Corpus luteum) um, welcher eine charakteristische Bildung für den Eierstock der Säugetiere ist. An der Wucherung beteiligen sich sowohl die zurückgebliebenen Follikelzellen (Membrana granulosa) als auch die bindegewebige Follikelkapsel. Die Follikelzellen vermehren sich noch, dringen in das Innere des Blutgerinnsels hinein und beginnen nach einiger Zeit zu zerfallen und sich in eine körnige Masse aufzulösen. Von der Kapsel wuchern blutgefäſsführende Sprossen in den gelben Körper hinein, wobei gleichzeitig ein massenhaftes Auswandern von weiſsen Blutkörperchen erfolgt, welche später ebenfalls verfetten und körnig zerfallen (Fig. 155, 156).

Für die weitere Entwicklung des gelben Körpers ist es nun von groſsem Einfluſs, ob das entleerte Ei befruchtet wird oder unbefruchtet bleibt. Denn je nachdem das eine oder das andere eintritt, wird der gelbe Körper als wahrer oder als falscher unterschieden. Im ersteren Falle erhält er eine viel bedeutendere Gröſse, deren Maximum im vierten Monat der Schwangerschaft erreicht wird. Er stellt dann eine fleischige, rötliche Masse dar. Vom vierten Monat an beginnt der Rückbildungsprozeſs. Es werden die Zerfallprodukte, die aus der körnigen Metamorphose der Follikelzellen und Leukocyten sowie aus dem Blutgerinnsel hervorgegangen sind, von den Blutgefäſsen aufgesaugt. Aus dem zersetzten Blutfarbstoff sind Hämatoidinkristalle entstanden, welche dem Körper jetzt eine orangerote Färbung verleihen. Das ursprünglich zellenreiche Bindegewebe beginnt wie bei der Narbenbildung zu schrumpfen; als Folge dieser verschiedenen Rückbildungsprozesse beginnt der gelbe Körper, der über die Oberfläche des Eierstocks hervorragte, erheblich kleiner zu werden und sich schlieſslich in eine derbe, bindegewebige Schwiele umzuwandeln, welche eine Einziehung an der Oberfläche des Organs bedingt. Wenn keine Befruchtung erfolgt ist, so treten zwar dieselben Metamorphosen und Wucherungsprozesse ein, nur bleibt der falsche gelbe Körper auſserordentlich viel kleiner. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, daſs der Blutzudrang zu den Geschlechtsorganen, wenn die Befruchtung ausbleibt, ein viel geringerer ist als bei Eintritt der Schwangerschaft.

Abgesehen von den PFLÜGERschen Schläuchen, welche aus dem Keimepithel ihre Entstehung nehmen und die Ureier liefern, gehen bei den meisten Wirbeltierklassen noch Epithelstränge anderer Art und anderen Ursprungs in die Zusammensetzung des Eierstocks ein. Wie bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren von verschiedenen Seiten beobachtet worden ist, wachsen aus dem ganz in der Nähe gelegenen WOLFFschen Körper, und zwar aus dem Epithel seiner MALPIGHIschen Körperchen, Epithelsprossen, die „Geschlechtsstränge der Urniere“, hervor und dringen nach dem sich entwickelnden Eierstock hin, schon zu einer Zeit, in welcher der Durchwachsungsprozeſs zwischen Keimepithel und Bindesubstanz eben beginnt. An der Basis der als Leiste in die Leibeshöhle vorspringenden Anlage des Eierstocks treten sie darauf bei den Säugetieren, bei denen ihr weiteres Schicksal bisher am genauesten verfolgt ist, miteinander zu einem Netzwerk in Verbindung, schlängeln

sich und wachsen den PFLÜGERschen Schläuchen entgegen. Während nun aus den letzteren bei den Säugetieren die Rinde des Eierstocks sich entwickelt, nehmen erstere an der Zusammensetzung der späteren Marksubstanz teil und werden insofern auch als Markstränge bezeichnet. Sie bleiben in der Nähe der Follikel solid, während sie nach der Urniere zu eine Höhlung bekommen, welche von cylindrischen Zellen umgeben wird.

g) Der Hoden.

Es sei gleich hervorgehoben, dafs unsere Kenntnisse von der Entwicklung des Hodens weniger vollständige sind als diejenigen von der Entwicklung des Eierstocks. Immerhin kann man als ein feststehendes Resultat den Satz betrachten, dafs die männlichen Geschlechtsprodukte, ebenso wie die weiblichen, von dem Keimepithel der Leibeshöhle ihren Ursprung nehmen. Auch im männlichen Geschlecht ist in der Gegend



Fig. 244. Fig. 245.

Fig. 244. **Vorkeimketten der Vorkeimfalte eines 17 cm langen Acanthias-Embryo.** 300fach vergröfsert. Nach SEMPER.
Man sieht schmalkernige Zellen und Ursamenzellen, welche Ureiern ähnlich sind.

Fig. 245. **Samenampulle aus der Vorkeimfalte eines 25 cm langen Acanthias-Embryo.** 300fach vergröfsert. Nach SEMPER.
us Ursamenzelle, *sc* Sammelkanälchen, welches sich der Samenampulle blind geschlossen angelegt hat.

der Urniere ein besonderer, verdickter Streifen höherer Epithelzellen nachzuweisen, in welchem gröfsere Zellen mit bläschenförmigen Kernen, die Ursamenzellen, eingebettet sind. Auch hier wachsen diese, mit anderen Epithelzellen vermischt, in das unterliegende Bindegewebe hinein und bilden unregelmäfsige Zellstränge. Im weiteren Verlauf der Entwicklung machen sich bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere zwei verschiedene Bildungsweisen geltend. Bei Selachiern, geschwänzten Amphibien etc. zerfallen die Zellstränge oder die Vorkeimzellen SEMPERS (Fig. 244), indem Bindegewebe aus der Umgebung in sie hineinwächst und sie zerlegt, gleich den Eisträngen in kleine, kuglige, follikelartige Körper (Fig. 245). Während nun aber beim Eierstock in jedem Follikel eine Zelle an Gröfse gewinnt und sich zum Ei umwandelt, unterbleibt dies beim männlichen Geschlecht; hier höhlen sich die follikelartigen Bildungen im Innern aus und gestalten sich so zu Samenampullen um, deren Epithelzellen

zum kleineren Teil zu Follikelzellen, zum gröfseren Teil zu Spermatogonien (Ursamenzellen) werden, die dann aufeinanderfolgende Generationen von Spermatocyten (Samenmutterzellen) und Spermatiden (Samenzellen) erzeugen. Der zweite Bildungsmodus, welcher der häufigere ist, findet sich auch bei den Säugetieren und beim Menschen. Aus den unregelmäfsigen Zellsträngen mit eingebetteten grofsen Ursamenzellen bilden sich die Tubuli seminiferi hervor. Betreffs der Histogenese der Samenfäden wird auf die Lehrbücher der Histologie verwiesen.

Während der Hoden, gleich dem Eierstock, seine spezifischen Gewebsbestandteile direkt vom Keimepithel bezieht, erhält er seine ausführenden Wege von der Urniere geliefert. Wie im weiblichen, so wachsen auch im männlichen Geschlecht Epithelsprossen, die Geschlechtsstränge (Genitalkanäle HOFFMANNS), von der Urniere dem Hoden entgegen. An der Basis der Hodenleiste angekommen, vereinigen sie sich untereinander zu einem Längskanal, von welchem feine Röhrchen noch weiter in die Hodensubstanz hineingesandt werden, um sich mit den aus dem Keimepithel entstehenden Bildungen zu vereinigen. Wie die Fig. 245 lehrt, legen sich die Ausführröhrchen (*sc*) bei den Selachiern zuerst blind geschlossen an die Samenampullen an und treten mit ihnen in offene Verbindung erst dann, wenn die Reifung der Samenfäden beginnt. Bei den Säugetieren etc. erfolgt die Vereinigung der Tubuli seminiferi mit den Ausführröhrchen schon sehr frühzeitig. Letztere werden zu den Tubuli recti und dem Rete testis.

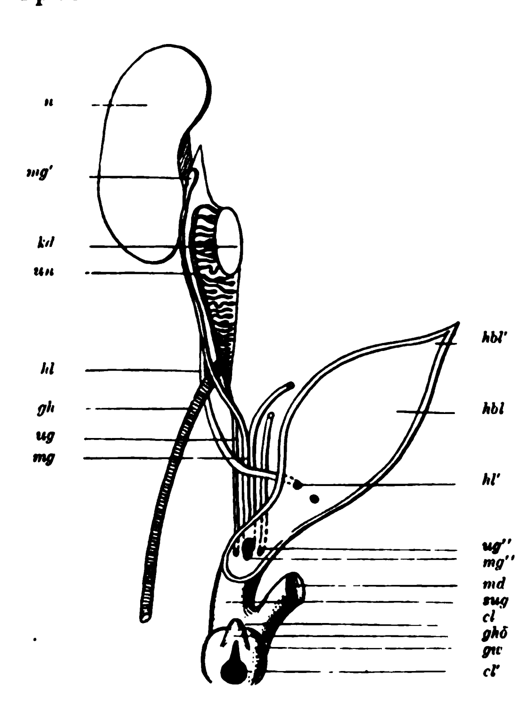


Fig. 246. **Schema der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems eines Säugetiers auf frühem Stadium.**

n Niere, *kd* Keimdrüse, *un* Urniere, *ug* Urnierengang, *mg* MÜLLERscher Gang, *mg'* vorderstes Ende desselben, *gh* Gubernaculum Hunteri (Urnierenleistenband), *hl* Harnleiter, *hl'* Einmündung desselben in die Blase, *ug''*, *mg''* Einmündungen der Urnierengänge und der MÜLLERschen Gänge in den Sinus urogenitalis *sug*; *md* Mastdarm, *cl* Kloake, *ghö* Geschlechtshöcker, *gw* Geschlechtswülste, *cl'* Ausmündung der Kloake, *hbl* Harnblase, *hbl'* Verlängerung der Harnblase in den Urachus (später Lig. vesicoumbilicale medium).

Über einige Streitfragen der Oogenese und Spermatogenese findet man Näheres in HERTWIGS Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 7. Aufl., S. 424 u. 426.

h) Umwandlung der verschiedenen Anlagen des Urogenitalsystems in den fertigen Zustand.

Auf den vorhergehenden Blättern sind wir mit der ersten Entwicklung der verschiedenen Teile, welche die Grundlage für das Urogenitalsystem bilden, bekannt geworden. Diese sind (Fig. 246) drei Paar Kanäle: die Urnierengänge (*ug*), die Müllerschen Gänge (*mg*), die Ureteren oder Harnleiter (*hl*); ferner eine gröfsere Anzahl von drüsigen Bildungen: Vorniere, Urniere (*un*), bleibende Niere (*n*) und die Geschlechtsdrüsen (*kd*), Eierstock und Hoden. Es wird nun die weitere Aufgabe sein, zu zeigen, wie sich von diesen embryonalen Anlagen die fertigen Zustände herleiten. Hierbei können wir uns auf den Menschen beschränken, da es sich jetzt um leichter zu untersuchende und im allgemeinen wohl bekannte Verhältnisse handelt.

Bei einem acht Wochen alten menschlichen Embryo (Fig. 247) sind die Anlagen, wenn wir von den nur mikroskopisch wahrnehmbaren Verschiedenheiten absehen, im männlichen und weiblichen Geschlecht noch sehr ähnlich. Alle Drüsen liegen zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule; am weitesten nach vorn die Niere (*n*), die ein kleines, bohnenförmiges Körperchen ist, welchem die um diese Zeit unverhältnismäfsig grofse, nur in der linken Hälfte der Figur zu sehende Nebenniere (*nn*) auflagert. Etwas seitwärts von ihr sieht man die Urniere (*un*) als einen länglichen, schmalen Gewebsstreifen. Sie ist an der Rumpfwand durch eine Bindegewebslamelle, eine Falte des Bauchfells, das sogenannte Gekröse der Urniere, befestigt. Das Gekröse ist in der Mitte der Drüse ziemlich breit, verlängert sich dagegen nach dem Zwerchfell zu in ein dünnes Bändchen, welches Kölliker als Zwerchfellsband der Urniere beschrieben hat. Ferner bemerkt man noch bei sorgsamer Untersuchung am unteren Ende der Urniere eine zweite Bauchfellfalte, welche von ihr zur Leistengegend verläuft (Fig. 246 u. 247 *gh*). Sie schliefst einen derberen Bindegewebsstreifen, eine Art von Band, ein, das in der Entwicklung der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane eine Rolle zu spielen bestimmt ist: das Leistenband der Urniere. Es wird später beim Mann zum Hunterschen Leitband (Gubernaculum Hunteri), beim Weib zum runden Mutterband (Ligamentum teres uteri).

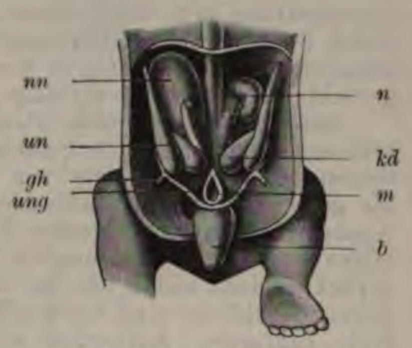


Fig. 247. **Harn- und Geschlechtsorgane eines acht Wochen alten menschlichen Embryo.** Nach Kölliker. Etwa dreimal vergröfsert.
nn Rechte Nebenniere, *un* Urniere, *n* Niere, *ung* Urnierengang, *gh* Huntersches Leitband oder Leistenband der Urniere (Gubernaculum Hunteri oder Ligam. uteri rotundum), *m* Mastdarm, *b* Blase, *kd* Geschlechtsdrüse.

Medianwärts von den Urnieren finden sich je nach dem Geschlecht des Embryo die Hoden oder die Eierstöcke (*kd*), zu dieser Zeit noch kleine, ovale Körperchen. Auch sie besitzen ein eigenes Gekröse, durch das sie mit der Wurzel der Urniere zusammenhängen, ein Mesorchium oder ein Mesovarium. Solange die Ge-

schlechtsorgane noch ihre Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule einnehmen, verlaufen die sie ernährenden Gefäfse genau quer: von der Aorta die Arteria spermatica zum Eierstock oder Hoden und die Vena spermatica von der Drüse quer herüber zur Vena cava inferior.

Die verschiedenen Ausführungsgänge liegen zu dieser Zeit an dem Rande der Urnierenfalte dicht zusammen (Fig. 246), und zwar am meisten nach vorn der MÜLLERsche Gang (*mg*). Weiter nach abwärts nach dem Becken zu nähern sie sich von beiden Seiten der Medianebene (Fig. 246), wobei der MÜLLERsche Gang (*mg*) eine Strecke weit medial vom Urnierengang (*ug*) und dann nach hinten von ihm zu liegen kommt, so dafs er um ihn im ganzen eine Art von Spiraltour beschreibt. Im kleinen Becken angelangt, legen sich die vier Gänge hinter der Blase (*hbl*) zu einem Bündel, dem Genitalstrang, zusammen, indem sie von den um diese Zeit schon ansehnlich gewordenen Nabelarterien, die von der Aorta zu beiden Seiten der Blase nach oben zum Nabel ziehen, umfafst und gleichsam zu einem Paket zusammengeschnürt werden. Auf einem Durchschnitt durch den Genitalstrang (Fig. 256) finden wir etwas mehr nach vorn und zugleich am weitesten auseinander gelegen die Urnierengänge (*ug*) und etwas hinter ihnen und in der Medianebene ganz dicht zusammengerückt die MÜLLERschen Gänge (*mg*).

Bei älteren Embryonen entstehen in der Ausbildung des Urogenitalsystems schon äufserlich wahrnehmbare Verschiedenheiten zwischen beiden Geschlechtern, die von Monat zu Monat deutlicher werden. Sie gehen aus tiefgreifenden Metamorphosen hervor, welche der ganze Apparat in seinen einzelnen Teilen fort und fort erfährt. Hierbei bilden sich einige ursprünglich sehr ähnliche Anlagen fast vollständig zurück, andere finden nur im weiblichen, wieder andere nur im männlichen Geschlecht eine Verwendung und gehen im entgegengesetzten Falle zugrunde. Aufserdem werden die Befunde, welche uns zum Ausgang der Darstellung gedient haben, dadurch erheblich verändert, dafs die Geschlechtsorgane ihre ursprüngliche Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule aufgeben, indem sie weiter nach abwärts in die Beckenhöhle rücken.

A. Die Umwandlung im männlichen Geschlecht.

Während der Hoden (Fig. 248 u. 249) durch Aufknäuelung der Samenkanälchen zu einem ansehnlichen Organ (*h*) wird, bleibt die Urniere (*nh* + *pa*) in ihrem Wachstum mehr und mehr zurück und bildet sich dabei in ihrem vorderen und in ihrem hinteren Abschnitt in verschiedener Weise um. Der vordere oder Geschlechtsteil der Urniere (*nh*), der sich in der schon früher beschriebenen Weise durch einzelne Kanälchen mit den Samenröhrchen in Verbindung gesetzt und dadurch das Rete testis und die Tubuli recti geliefert hat, wandelt sich zu dem Kopf des Nebenhodens (der Epididymis) um. Er zeigt in der 10.—12. Woche 10—20 kurze, quer verlaufende Kanälchen, welche jetzt als Vasa efferentia testis zu bezeichnen sind. Die einzelnen Kanälchen vereinigen sich in dem gleichfalls noch gerade verlaufenden Urnierengang (Fig. 249), der jetzt zum Samenleiter (*sl*) (Vas deferens) wird. Im vierten bis fünften Monat beginnen sie in die Länge zu wachsen und sich dabei aufzuknäueln; die Vasa

efferentia erzeugen auf diese Weise die Coni vasculosi, das Anfangsstück des Samenleiters aber liefert den Schwanz des Nebenhodens.

Der hintere Abschnitt der Urniere (*pa*) bildet sich bis auf ganz unbedeutende Reste zurück. Bei älteren Embryonen findet man noch zwischen Samenleiter und Hoden eine Zeitlang kleine, gewundene, meist beiderseits blind endende Kanälchen, zwischen welchen auch verödete MALPIGHIsche Körperchen vorkommen. Das Ganze bildet einen kleinen, gelblich gefärbten Körper. Beim Erwachsenen sind



Fig. 248.

Fig. 248. **Die inneren Geschlechtsteile eines männlichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge.** Nach WALDEYER. Vergr. 8fach.

h Hoden, *nh* Nebenhoden (Epididymis, Geschlechtsteil der Urniere), *pa* Paradidymis (Rest der Urniere), *sl* Samenleiter (Urnierengang), *g* gefäßführendes Bindegewebsbündel.

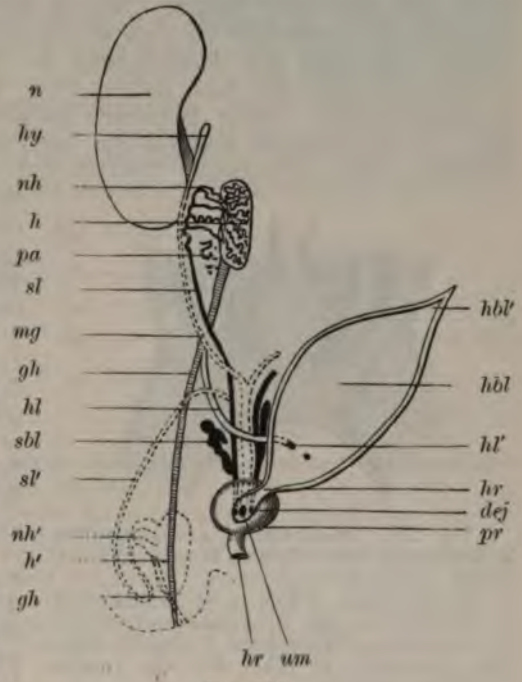


Fig. 249.

Fig. 249. **Schema zur Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane eines Säugetiers aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Fig. 246 schematisch dargestellt ist.**

Die bestehenbleibenden Teile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Teile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollzogenem Descensus die männlichen Geschlechtsteile einnehmen, ist mit punktierten Linien angedeutet.

n Niere, *h* Hoden, *nh* Nebenhoden, *pa* Paradidymis, *hy* Hydatide des Nebenhodens, *sl* Samenleiter, *mg* rückgebildete MÜLLERsche Gänge, *um* Uterus masculinus, Rest der MÜLLERschen Gänge, *gh* HUNTERsches Leitband, *hl* Harnleiter, *hl'* Einmündung desselben in die Blase, *sbl* Samenblasen, *hbl* Harnblase, *hbl'* oberer Zipfel der Harnblase, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium (Urachus) übergeht, *hr* Harnröhre, *pr* Prostata, *dej* Ausmündung der Ductus ejaculatorii.

Die Buchstaben *nh'*, *h'*, *sl'* bezeichnen die Lage der einzelnen Organe nach erfolgtem Descensus.

diese Reste noch mehr verkümmert; sie liefern einerseits die Vasa aberrantia des Nebenhodens, anderseits das von GIRALDÈS entdeckte Organ, die Paradidymis.

Die MÜLLERschen Gänge (Fig. 249 *mg*) gewinnen im männlichen Geschlecht keine Funktion und gehen daher als bedeutungslose Ge-

bilde zugrunde, und zwar verschwinden sie in ihrem mittleren Abschnitt meist spurlos, nachdem sie während des embryonalen Lebens eine Zeitlang als Epithelstränge nachweisbar gewesen sind; von den beiden Endabschnitten dagegen erhalten sich auch beim erwachsenen Menschen einige Rudimente, die in der deskriptiven Anatomie als Uterus masculinus (*um*) und ungestielte Hydatide des Nebenhodens (*hy*) beschrieben werden. Zum Uterus masculinus (*um*) wandeln sich die hinteren Endstücke der beiden MÜLLERschen Gänge um, die, in den Genitalstrang eingeschlossen, dicht nebeneinander liegen. Durch Schwund der sie trennenden Scheidewand vereinigen sie sich zu einem unpaaren, kleinen Schlauch, welcher zwischen der Ausmündung der beiden Samenleiter an der Prostata gelegen ist und daher auch noch den Namen des Sinus prostaticus führt. Beim Menschen aufserordentlich unscheinbar, gewinnt er bei manchen Säugetieren, bei Carnivoren und Wiederkäuern (WEBER) eine bedeutende Gröfse und sondert sich in ähnlicher Weise wie beim Weibe in einen Scheiden- und einen Gebärmutterteil. Beim Menschen entspricht er hauptsächlich der Scheide (TOURNEUX). — Die ungestielte Hydatide (*hy*) entwickelt sich aus dem anderen Ende des MÜLLERschen Ganges; sie ist ein kleines Bläschen, das dem Nebenhoden ansitzt, im Innern von flimmerndem Cylinderepithel ausgekleidet wird und sich in einen kleinen, gleichfalls flimmernden Kanal fortsetzt. An einer Stelle besitzt sie eine trichterförmige Öffnung, welche von WALDEYER mit einem Tubenpavillon en miniature verglichen worden ist.



Fig. 250. **Männlicher menschlicher Embryo aus dem fünften Monat.** Natürl. Gröfse. Nach BRAMANN.
md Mastdarm, *h* Hoden, *nh* Nebenhoden, *sl* Samenleiter, *gh* HUNTERsches Leitband (Gubernaculum Hunteri) mit Processus vaginalis peritonei, *bl* Blase mit Lig. vesicoumbilicale medium.

Um das Bild der Entwicklung der Geschlechtsorgane zu vervollständigen, ist jetzt noch des Descensus testiculorum, der erheblichen Lageveränderungen zu gedenken, welche der Hoden nebst den ihm angefügten Rudimenten eingeht. Ursprünglich liegen die Hoden (Fig. 249 *h* u. Fig. 247 *kd*), wie schon oben gesagt, neben der Lendenwirbelsäule in der Bauchhöhle. Im dritten Monat finden wir sie schon im grofsen Becken, im fünften und sechsten Monat an der Innenseite der vorderen Bauchwand dicht am Leistenring (Fig. 250). Infolge dieser Lageveränderungen haben auch die ernährenden Gefäfse, die erst quer verliefen, ihre Richtung verändert und steigen nun, da ihr ursprünglicher Ansatz an der Bauchaorta und an der unteren Hohlvene derselbe bleibt, in schräger Richtung von unten nach oben empor. Wie erklärt sich dieser Ortswechsel?

Ich erwähnte bereits das Leistenband oder das Gubernaculum Hunteri (Fig. 249 u. 250 *gh*), welches die Urniere oder, wenn diese geschwunden ist, den Hoden mit der Leistengegend in Verbindung setzt. Das Band ist mittlerweile zu einem kräftigen Bindegewebs-

strang geworden, in welchem auch glatte Muskelzellen liegen. Mit seinem oberen Ende sitzt es am Kopf des Nebenhodens (*nh*) an, mit seinem unteren Ende durchbohrt es die Bauchwand, um sich in der Lederhaut der Leistengegend zu befestigen. Offenbar spielt nun dieses Band eine Rolle bei der Lageveränderung der Geschlechtsorgane. Früher glaubte man, dafs es auf den Hoden einen Zug ausübe, wobei man auf die in ihm enthaltenen, glatten Muskelfasern hinwies oder eine Verkürzung des Bindegewebsstranges durch allmähliche Schrumpfung annahm. Auf diese Weise aber kann der sehr bedeutende Ortswechsel unmöglich zustande gekommen sein. Mit Recht sucht man daher die Wirksamkeit des Bandes in einer anderen Weise, ohne Annahme einer aktiven Verkürzung oder eines durch Muskelkraft ausgeübten Zuges, zu erklären. Es handelt sich hierbei einfach um ungleiche Wachstumsvorgänge. Wenn von mehreren in einer und derselben Körperregion ursprünglich nebeneinander gelegenen Organen einige in späteren Monaten des embryonalen Lebens weniger an Gröfse zunehmen, andere dagegen aufserordentlich in die

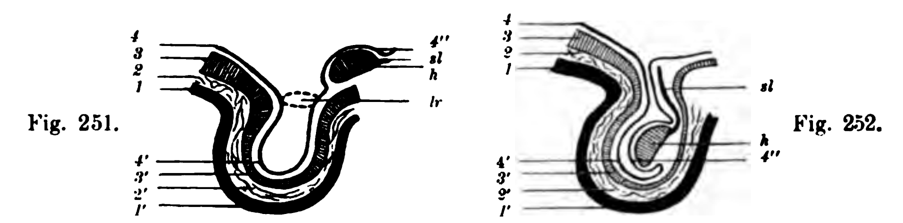


Fig. 251 u. 252. **Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Descensus und der Bildung der Hüllen des Hodens.**

Fig. 251. Der Hoden liegt in der Nähe des inneren Leistenrings. Fig. 252. Der Hoden ist in den Hodensack eingetreten.

1 Bauchhaut, *1'* Scrotum mit Tunica dartos, *2* oberflächliche Bauchfascie, *2'* Coopersche Fascie, *3* Muskelschicht und Fascia transversa abdominis, *3'* Tunica vaginalis communis mit Cremaster, *4* Bauchfell, *4'* parietales Blatt der Tunica vaginalis propria, *4''* Bauchfellüberzug des Hodens oder viscerales Blatt der Tunica vaginalis propria, *lr* Leistenring, *h* Hoden, *sl* Samenleiter.

Länge wachsen, so wird die natürliche Folge davon sein, dafs die rascher wachsenden sich an den langsamer wachsenden Teilen vorbeischieben. Wenn nun in unserem Falle die in der Lenden- und Beckengegend gelegenen Skeletteile mit ihrer Muskulatur sich strecken, während das Huntersche Leitband nicht mitwächst und daher klein bleibt, so mufs es, da sein eines Ende in der Haut der Leistengegend, das andere an dem Hoden festgeheftet ist, den Hoden als den verschiebbaren Teil notwendigerweise nach unten herabziehen; es zieht ihn zuerst in die Beckenhöhle und schliefslich, wenn die anderen Teile noch gröfser geworden sind, wenn auch die Bauchwand um ein Vielfaches dicker geworden ist, in die Nähe des inneren Leistenringes (Fig. 250).

Noch bedeutender wird der Ortswechsel des Hodens infolge eines zweiten Vorganges, welcher schon im dritten Monat beginnt. Es bildet sich nämlich an der Stelle, wo das Huntersche Band die Bauchwand durchsetzt, eine Ausstülpung des Bauchfells, der S c h e i d e n f o r t s a t z oder P r o c e s s u s v a g i n a l i s p e r i t o n e i (Fig. 251). Dieser durchbohrt allmählich die Bauchwand und dringt in eine Haut-

falte hinein, welche sich in der Schamgegend entwickelt, wie in einem späteren Abschnitt gezeigt werden wird (siehe Fig. 263 *gw*). Die Öffnung der bruchsackartigen Ausstülpung, welche in die Leibeshöhle führt, nennt man den inneren Leistenring (*lr*), den die Bauchmuskulatur durchbohrenden Abschnitt den Leistenkanal und das in der Hautfalte sich ausweitende, blinde Ende die Höhle des Hodensacks. Bei seiner Wanderung senkt sich der Hoden (Fig. 252) auch noch in diese Bauchfelltasche hinein, wobei es dahingestellt sein mag, ob das HUNTERsche Band hierauf einen Einflufs ausübt oder nicht. Im achten Monat erfolgt gewöhnlich der Eintritt in den Leistenkanal, im neunten in den Hodensack, so dafs am Ende des embryonalen Lebens der Descensus in der Regel vollendet ist. Es schliefst sich dann der Leistenkanal durch Verwachsung seiner Wandungen; dadurch kommt der Hoden in einen von der Bauchhöhle abgeschnürten, allseitig geschlossenen Beutel zu liegen.

Durch die eben gegebene Entwicklungsskizze werden auch die verschiedenen Hüllbildungen des Hodens verständlich. Da die Höhle, welche ihn birgt, nichts anderes ist als ein abgetrennter Teil der Leibeshöhle, so versteht es sich von selbst, dafs sie vom Bauchfell ausgekleidet wird (Fig. 252 *4'*). Die dem Bauchfell entsprechende Membran heifst hier Tunica vaginalis propria; an ihr haben wir, wie an allen serösen Häuten, ein die Wand des Säckchens bedeckendes parietales Blatt (*4'*) und ein den Hoden überziehendes viscerales Blatt (*4''*) zu unterscheiden. Nach aufsen davon folgt die gemeinsame Scheidenhaut, die Tunica vaginalis communis (*3'*); sie ist die ausgestülpte und dabei aufserordentlich verdünnte Muskel- und Fascienschicht (*3*) der Bauchwand. Sie enthält infolgedessen auch einzelne Muskelfasern mit eingeschlossen, die von dem Musculus obliquus abdominis internus abstammen und den Aufhängemuskel des Hodens oder den Cremaster bilden.

In dem Descensus testiculorum, der sich normalerweise beim Menschen bis zum Ende des embryonalen Lebens vollzogen haben soll, können unter Umständen Störungen eintreten und eine abnorme Lagerung des Hodens hervorrufen, welche unter dem Namen des Kryptorchismus bekannt ist. Der Descensus bleibt ein unvollständiger. Dann finden sich bei neugeborenen Kindern die Hoden entweder in der Leibeshöhle gelagert, oder sie stecken noch in der Bauchwand, im Leistenkanal. Infolgedessen fühlt sich der Hodensack klein, welk und schlaff an. Man bezeichnet derartige Anomalieen als Hemmungsmifsbildungen, da sie ihre Erklärung darin finden, dafs Entwicklungsvorgänge nicht zu ihrem regelrechten Abschlufs gelangt sind.

B. Die Umwandlung im weiblichen Geschlecht.

Die Umbildung der primitiven embryonalen Anlage beim weiblichen Geschlecht ist in vielen Beziehungen eine entgegengesetzte wie beim Manne, insofern Teile, die hier Verwendung finden, dort rudimentär werden, und umgekehrt (vergleiche Schema 246, 249 und 253 untereinander!). Während beim Manne der Urnierengang zum Samenleiter wird, übernimmt beim Weibe der MÜLLERsche Gang (Fig. 253 *t*, *ut*, *sch*) die Funktion, die Eier nach aufsen zu führen; der Urnierengang (*ug*) aber und die Urniere (*ep*, *pa*) verkümmern.

Der Urnierengang ist bei älteren menschlichen Embryonen weiblichen Geschlechts noch als ein unscheinbares Gebilde im breiten Mutterbande und zur Seite der Gebärmutter nachzuweisen; beim Erwachsenen ist er in der Regel ganz geschwunden bis auf den Endabschnitt, der als aufserordentlich enges Kanälchen am Hals der Gebärmutter in ihre Substanz eingeschlossen und nur auf Querschnitten nachweisbar ist (BEIGEL, DOHRN). Bei manchen Säugetieren, wie bei den Wiederkäuern und Schweinen, bleiben die Urnierengänge auch später noch in verkümmertem Zustande bestehen und sind hier unter dem Namen der GARTNERschen Kanäle bekannt.

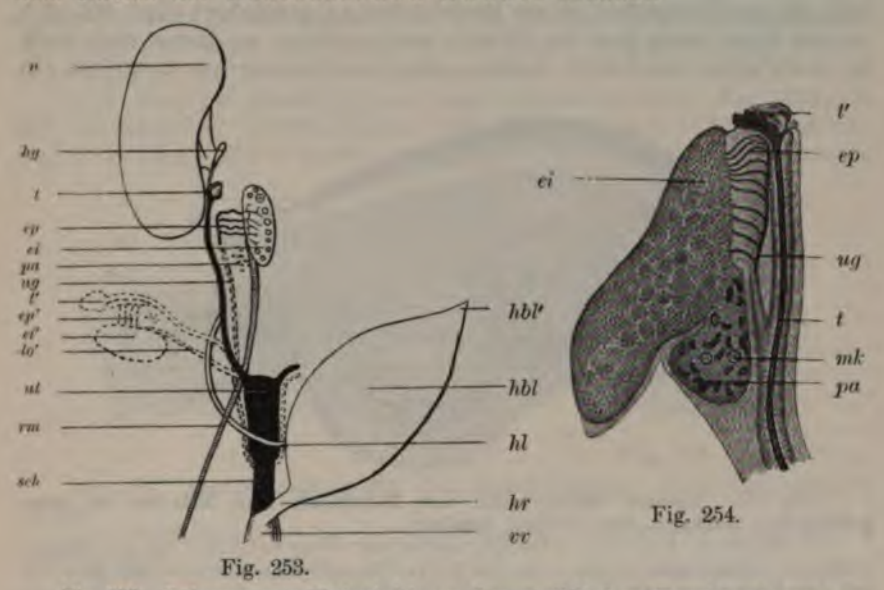


Fig. 253. Fig. 254.

Fig. 253. **Schema zur Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane eines Säugetieres aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems**, welche in Fig. 246 schematisch dargestellt ist.

Die bestehen bleibenden Teile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Teile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollendetem Descensus die weiblichen Geschlechtsteile einnehmen, ist mit punktierten Linien angedeutet.

n Niere, *ei* Eierstock, *ep* Epoophoron, *pa* Paroophoron, *hy* Hydatide, *t* Tube (Eileiter), *ug* Urnierengang, *ut* Uterus, *sch* Scheide, *hl* Harnleiter, *hbl* Harnblase, *hbl'* oberer Zipfel derselben, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium übergeht, *hr* Harnröhre, *vv* Scheidenvorhof, *rm* rundes Mutterband (Leistenband der Urniere), *lo'* Ligamentum ovarii. Die Buchstaben *t'*, *ep'*, *ei'*, *lo'* bezeichnen die Lage der Organe nach erfolgtem Descensus.

Fig. 254. **Innere Geschlechtsteile eines weiblichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge.** 10 mal vergröfsert. Nach WALDEYER.

ei Eierstock, *t* MÜLLERscher Gang oder Eileiter (Tube), *t'* Ostium abdominale tubae, *ep* Epoophoron (= Nebenhoden des Mannes; Geschlechtsteil der Urniere), *ug* Urnierengang (Samenleiter des Mannes), *pa* Paroophoron (Paradidymis des Mannes; Rudiment der Urniere), *mk* MALPIGHIscher Körper.

An der verkümmerten Urniere ist, wie beim Manne, ein vorderer und ein hinterer Abschnitt zu unterscheiden.

Der vordere Abschnitt (Fig. 253 *ep*, Fig. 254 *ep*) oder der Geschlechsteil der Urniere, der beim Manne zum Neben-

hoden wird, erhält sich auch beim Weibe als ein Organ ohne Funktion und wird hier zu dem Nebeneierstock (*ep*) (Parovarium oder Epoophoron Waldeyers). Er liegt im breiten Mutterbande (Fig. 254) zwischen Eierstock (*ei*) und dem Müllerschen Gang (*t*) und besteht aus einem Längskanal (*ug*), dem Rest vom oberen Ende des Urnierenganges, und aus 10—15 quer verlaufenden Kanälchen (*ep*). Diese sind anfangs gerade gestreckt, knäueln sich später (Fig. 255 *ep*) in ähnlicher Weise auf wie die Kanäle beim Manne, welche sich zu den Coni vasculosi umgestalten. Der Vergleich zwischen Nebeneierstock und Nebenhoden läfst sich noch weiter durchführen. Wie aus letzterem beim Manne Kanälchen in die Hodensubstanz gewuchert sind, die sich in das Rete testis und die Tubuli recti sondern, so finden sich auch im weiblichen Geschlecht Kanäle, die vom Parovarium ausgehen, in

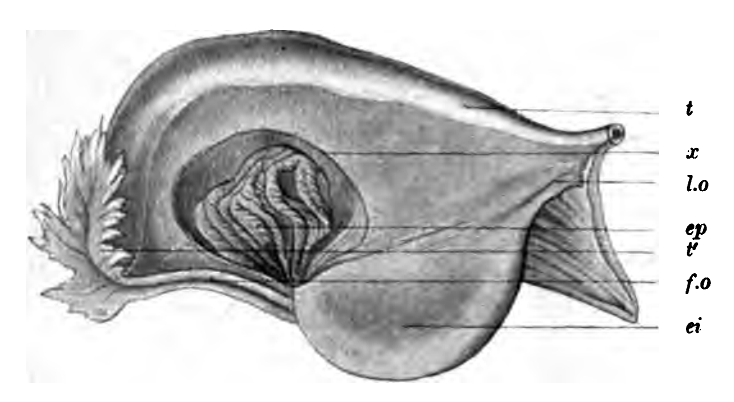


Fig. 255. **Breites Mutterband mit Eierstock und Eileiter im ausgebildeten Zustand, von hinten gesehen.**
ei Eierstock, *t* Eileiter, *t'* Ostium abdominale tubae mit Fimbrien, *f.o* Fimbria ovarii, *l.o* Ligamentum ovarii, *x* ein Stück des Bauchfellüberzuges ist wegpräpariert, um das Epoophoron *ep* (Nebeneierstock) zu sehen.

die Marksubstanz des Eierstocks selbst eintreten und hier die früher beschriebenen, bei manchen Säugetieren stark entwickelten Markstränge bilden. (Siehe S. 240.)

Der hintere Abschnitt der Urniere, der beim Manne (Fig. 248 u. 249 *pa*) die Paradidymis und die Vasa aberrantia liefert, verkümmert beim Weibe (Fig. 253 *pa*) in ganz ähnlicher Weise zum Paroophoron und ist beim menschlichen Embryo längere Zeit noch als ein gelblicher Körper (Fig. 254 *pa*) zu erkennen; er ist medianwärts vom Nebeneierstock (*ep*) im breiten Mutterband gelegen und aus kleinen, gewundenen, flimmernden Kanälchen (*pa*) und einzelnen, in Rückbildung begriffenen Gefäfsknäueln (*mk*) zusammengesetzt. Beim Erwachsenen sind auf ihn einzelne Kanäle und cystenartige Bildungen zurückzuführen, die in dem breiten Mutterband oft dicht an der Gebärmutter aufgefunden werden.

Sehr einschneidende Umbildungen erfahren die beiden Müllerschen Gänge (Fig. 246 *mg*), die von Anfang an im Rande der Bauchfellfalte liegen, welche zur Aufnahme des Eierstocks dient und dann später zu dem breiten Mutterband wird. Schon früher wurde von ihnen erwähnt, dafs sie beim Eintritt in das kleine Becken sich der Medianebene nähern und zum Genitalstrang vereinigen. Wir

können daher an ihnen zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden, den im Genitalstrang eingeschlossenen und den im Rand des breiten Mutterbandes gelegenen. Der letztere wird zum Eileiter mit dem Tubentrichter (der Tuba Fallopiae) (Fig. 253 *t*, Fig. 254, 255 *t. t'*). Hierbei scheint das vordere Ende des MÜLLERschen Ganges, das beim Embryo weit nach vorn reicht und hier in das Zwerchfellsband der Urniere eingeschlossen ist, rückgebildet zu werden, während die bleibende Öffnung (Fig. 253 *t* u. Fig. 254 *t'*) wahrscheinlich ganz neu entsteht. Auf den vorderen, rückgebildeten Teil ist vielleicht — es handelt sich hier um noch nicht ganz klar gelegte Verhältnisse — die MORGAGNIsche Hydatide zurückzuführen (Fig. 253 *hy*). Sie ist ein kleines Bläschen, das durch einen längeren oder kürzeren Stil mit einer Franse vom Trichter des Eileiters verbunden ist.

Aus dem im Genitalstrang eingeschlossenen Teil (Fig. 246 *mg*) der MÜLLERschen Gänge bilden sich die Gebärmutter und die Scheide (Fig. 253 *ut* u. *sch*), und zwar durch einen Verschmelzungs-

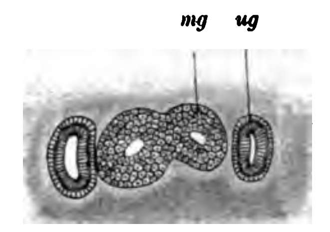


Fig. 256.

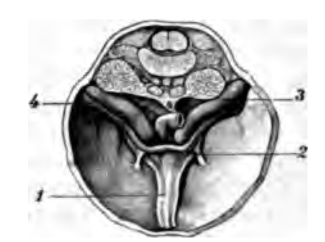


Fig. 257.

Fig. 256. **Querschnitt durch den Genitalstrang.** Nach TOURNEUX und LEGAY.

Der Querschnitt zeigt die Verschmelzung der MÜLLERschen Gänge *mg*. *ug* Urnierengänge.

Fig. 257. **Die Beckenorgane eines weiblichen menschlichen Embryo von 4 cm in situ. Ansicht von oben.** Nach NAGEL.

1 Urachus mit den beiden Art. umbilicales, *2* Ligamentum teres uteri (Gubernaculum Hunteri), *3* Ovarium, *4* Tuba Fallopiae.

prozeſs, der sich beim Menschen im zweiten Monat vollzieht. Wenn die MÜLLERschen Gänge (Fig. 256 *mg*) dicht zusammengerückt sind, verdünnt sich zwischen ihnen die Scheidewand und reiſst zuerst in der Mitte des Genitalstranges ein. So entwickelt sich aus ihnen durch Weitergreifen des Prozesses ein einfacher Schlauch (der Sinus genitalis), welcher auch im männlichen Geschlecht als rudimentäres Organ angelegt wird und der bereits erwähnte Sinus prostaticus oder Uterus masculinus ist (Fig. 249 *u.m*). Beim Weibe sind am Sinus genitalis sehr frühzeitig ein proximaler gröſserer und distaler kleinerer Abschnitt zu unterscheiden, wie von NAGEL nachgewiesen worden ist. Der erstere zeigt auf dem Querschnitt eine querovale Höhlung und wird von einem Epithel aus hohen, schmalen Cylinderzellen ausgefüllt. Der eine wird zur Gebärmutter, der andere zur Scheide. Im sechsten Monat beginnen sich Gebärmutter und Scheide schärfer voneinander zu sondern. Der obere, die Eileiter aufnehmende Abschnitt erhält sehr dicke und muskulöse Wandungen und eine enge Höhlung und grenzt sich nach abwärts durch einen einspringenden, ringförmigen Wulst, der zur Vaginalportion wird, gegen den unteren

Abschnitt, die Scheide, ab, die geräumiger bleibt und eine dünnere Wandung besitzt.

Gleich dem Hoden haben auch die Eierstöcke einen nicht unbeträchtlichen Ortswechsel durchzumachen: den Descensus ovariorum (Fig. 253 *ei'*, *t'*). Zur Zeit, wo die Urniere zu schwinden beginnt, rücken die Eierstöcke schon im dritten Monat des embryonalen Lebens von der Gegend der Lendenwirbelsäule in das grofse Becken hinab, wo man sie median vom Musculus psoas findet. Während des ganzen embryonalen Lebens, besonders aber unmittelbar nach ihrem Herabtreten in das grofse Becken, sind sie verhältnismäfsig weit gröfser als später (Fig. 257) und füllen den gröfsten Teil des Beckens aus. Noch beim Neugeborenen liegen sie auf dem Rande des Beckeneingangs. Wahrscheinlich wirkt auch auf diese Lageveränderung das schon oben beschriebene, dem weiblichen Geschlecht gleichfalls nicht fehlende Leistenband der Urniere hin (Fig. 253 *rm*). Es sondert sich hierbei in drei verschiedene Abschnitte dadurch, dafs es eine feste Verbindung mit den Müllerschen Gängen an der Stelle gewinnt, wo sie sich zum Geschlechtsstrang aneinanderlegen. Der oberste Abschnitt wird zu einem Zug glatter Muskelfasern, der, vom Parovarium ausgehend, im Hilus des Eierstocks eingebettet ist; er setzt sich in den zweiten Abschnitt oder das Ligamentum ovarii (*lo'*) und dieses in das runde Mutterband (*rm*) fort (Ligamentum teres uteri). Letzteres, aus dem dritten, am mächtigsten entwickelten Abschnitt des Leistenbandes hervorgegangen, reicht vom oberen Ende des Genitalstrangs bis zur Leistengegend. Hier findet sich, wie im männlichen Geschlecht, eine kleine Ausstülpung des Bauchfells, der Processus vaginalis peritonei, welcher sich zuweilen noch als Diverticulum Nuckii beim Erwachsenen erhält und dann Ursache für die Bildung von Leistenbrüchen auch im weiblichen Geschlecht werden kann. Hier tritt das runde Mutterband durch die Bauchwand hindurch und endet in der äufseren Haut der grofsen Schamlippe.

In seinen letzten Stadien vollzieht sich der Descensus beim Weibe in einer anderen Weise als beim männlichen Geschlecht. Denn anstatt wie die Hoden nach der Leistengegend vorzurücken, senken sich vielmehr die Eierstöcke, wenn die Entwicklung eine normale ist, im neunten Monat in das kleine Becken hinein. Hier sind sie zwischen Blase und Mastdarm in das breite Mutterband eingeschlossen, welches sich aus den Bauchfellfalten entwickelt, in welche ursprünglich Urniere, Eierstöcke und Müllersche Gänge eingebettet sind. Auf das letzte Stadium des Descensus beim Weibe kann natürlich nicht das runde Mutterband von Einflufs sein, da es nur einen Zug nach der Leistengegend hin, wo sein Ansatzpunkt ist, ausüben kann. Das Herabsteigen in das kleine Becken scheint vielmehr dadurch, dafs der untere Abschnitt der Müllerschen Gänge sich zur Gebärmutter umwandelt, bedingt zu sein. Sind doch die Eierstöcke auch mit der Gebärmutter durch einen derben Bindegewebsstrang, das Ligamentum ovarii, verbunden.

In seltenen Ausnahmefällen können im weiblichen Geschlecht die Eierstöcke fortfahren, ihre Lage in einer dem Manne entsprechenden Weise zu verändern. Sie wandern dann nach der Leistengegend hin bis zum Eingang in den Scheidenfortsatz (Diverticulum Nuckii). Zuweilen machen sie hier in ihrer Vorwärtsbewegung Stillstand; ab und zu aber treten sie noch weiter in die Bauchwand durch den Leisten-

kanal ein; ja sie können, wie in mehreren Fällen beobachtet worden ist, ganz durch die Bauchwand hindurchdringen und sich schließlich in die großen Schamlippen einbetten. Diese gewinnen dann eine sehr große Ähnlichkeit mit dem Hodensack des Mannes.

i) Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile.

Das Kapitel, welches über Harn- und Geschlechtsorgane handelt, ist wohl der geeignetste Ort, um gleich auf die Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile mit einzugehen, obwohl sie nicht aus dem mittleren, sondern teils aus dem äußeren, teils aus dem inneren Keimblatt ihren Ursprung nehmen. Um eine erschöpfende Darstellung von ihnen zu geben, müssen wir auf ziemlich frühe Entwicklungsstufen zurückgreifen, nämlich auf die Zeit, wo sich beim Embryo die Wolffschen und Müllerschen Gänge anlegen. In dem vordersten Bereich des Embryo zuerst entstanden, wachsen die Gänge nach hinten und münden schließlich in der Nähe der Aftermembran und der Allantois in die Kloake ein, welche zu dieser Zeit noch durch die schon früher (S. 177) besprochene Aftermembran gegen die Außenwelt abgeschlossen ist (Fig. 258).

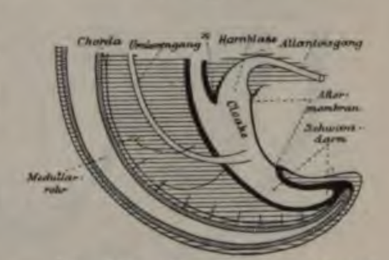


Fig. 258. **Profilkonstruktion nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryo von 4 mm Länge.** Nach Keibel.
* * * zeigt die kaudale Grenze des Coeloms, - - - zeigt die kaudale Grenze der unteren Extremitäten an.

Unter Kloake verstehen wir den hinter der After- oder der Kloakenmembran, wie man auch sagen kann, gelegenen einheitlichen Raum, in welchen Enddarm, Schwanzdarm und Harnsack zusammen einmünden. Wenn nach einiger Zeit die Membran, welche auf ihrer äußeren Fläche eine kleine Grube (Aftergrube) zeigt, einreißt, entsteht unter der Wurzel des Schwanzes eine Öffnung, welche sich als solche bei niederen Wirbeltieren, wie bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln, dauernd erhält. Durch sie werden dann die verschiedenartigsten Abscheidungsprodukte des Körpers nach außen entleert, aus dem Enddarm die Fäkalmassen, aus den Nieren der Harn und aus den Geschlechtsdrüsen die männlichen und die weiblichen Geschlechtsprodukte. Auch bei den niedersten Säugetieren, den Monotremen, bleibt die Kloakenöffnung während des ganzen Lebens erhalten; bei den übrigen Säugetieren findet sie sich nur am Anfang der Entwicklung; dann schwindet das „Monotremenstadium", indem die Kloake in gleich näher zu beschreibender Weise in zwei hintereinander gelegene Räume mit gesonderten Öffnungen zerlegt wird.

Die Zerlegung der Kloake in einen dorsalen und einen ventralen Raum geht während der Entwicklung allmählich vor sich und wird dadurch herbeigeführt, daß die Substanzbrücke, welche den Harnsack und das Darmrohr bei ihrer Einmündung in die Kloake gegeneinander abgrenzt, tiefer nach abwärts wächst. Auch sind bei der Zerlegung noch zwei Längsfalten (Keibel) beteiligt, welche im Anschluß an die eben erwähnte Substanzbrücke an der linken und rechten Seitenwand der Kloake von oben nach unten herablaufen und, indem sie immer

weiter nach innen vorwachsen und einspringen, die frontale Scheidewand vervollständigen helfen (Fig. 259). Der sich aus der Kloake immer mehr absondernde vordere Raum wird zur Vergröfserung des Harnsacks, der hintere Raum zur Vergröfserung des Mastdarms verwandt. Beide Abschnitte unterscheiden sich übrigens, worauf KEIBEL aufmerksam macht, schon vor ihrer Trennung durch die verschiedenartige Beschaffenheit ihres Epithels, welches im ventralen Abschnitt niedrig, im dorsalen dagegen hoch ist.

Der so eingeleitete Trennungsprozefs hat auch noch wichtige Veränderungen in den Einmündungen der Urnierengänge zur Folge. Da diese sich von Anfang an in der Nähe des Harnsacks in dem ventralen Abschnitt der Kloake finden, so müssen sie später mit dem Vorrücken der Scheidewandbildung bald in den durch Zuwachs aus der Kloake entstandenen untersten Abschnitt des Harnsacks mit aufgenommen werden.

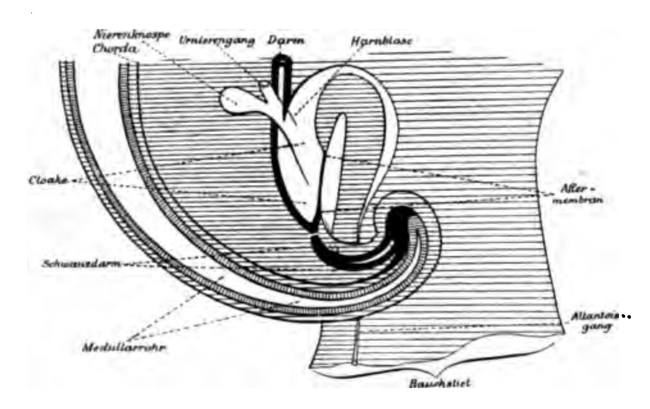


Fig. 259. **Profilkonstruktion nach einer Serie durch einen menschlichen Embryo von 8 mm St.-N.-L.** Nach KEIBEL.

Noch eine zweite wichtige Lageveränderung spielt sich bald darauf an den Urnierengängen ab. Wie schon auf S. 231 beschrieben wurde, wächst aus ihrem Endstück dicht an der Einmündung in die Allantois der Harnleiter (Nierenknospe) hervor (Fig. 259). Vorübergehend münden daher beide Kanäle mit einem kurzen gemeinsamen Endstück in den Harnsack ein. Dann erhalten sie getrennte Einmündungen an der Blasenwand, indem das ihnen gemeinsame Endstück schwindet, sei es, dafs es durch Vorwachsen einer Scheidewand in zwei Kanäle getrennt wird, oder dafs es beim Wachstum in die Blasenwand mit einbezogen wird. Weiterhin rücken die beiden so getrennten Einmündungen auf eine weite Entfernung auseinander, was wohl dadurch zu erklären ist, dafs durch eigentümliche Wachstumsvorgänge die zwischen ihnen gelegene Wandstrecke sich unverhältnismäfsig rasch vergröfsert (Fig. 260). Auf diese Weise kommen die Harnleiter an der hinteren Wand des Harnsacks viel höher zur Einmündung als die Urnierengänge. Den letzteren entlang sind jetzt auch die MÜLLERschen Gänge bis nach hinten gewachsen und münden zwischen ihnen in die Allantois ein. Alle vier Kanäle zusammen bilden, in Bindegewebe eingehüllt, den Genitalstrang (S. 244).

Wenn die Umwandlungen so weit gediehen sind, kann man an der Allantois, soweit sie, in der vorderen Bauchwand gelegen, bis zum Nabel reicht, drei verschiedene Abschnitte deutlich unterscheiden

(Fig. 260): 1) den Sinus urogenitalis (*ug*), 2) die eigentliche Harnblase im engeren Sinne (*4*), 3) den Urachus (*5*).

Als Sinus urogenitalis (*ug*) wird der untere, etwas engere Abschnitt bezeichnet, der die Urnierengänge und die MÜLLERschen Gänge aufnimmt, und welcher sich durch das oben beschriebene Vorwachsen einer Scheidewand von dem anfänglich gröfseren Kloakenraum abgetrennt hat. Er mündet vor dem Enddarm in den Rest der Kloake (Fig. 260 *cl*) ein, die sich nach Schwund der Aftermembran nach aufsen geöffnet hat.

Zur Harnblase im engeren Sinne wird der Teil, welcher an seiner hintern Wand die beiden Harnleiter aufnimmt. Beim Menschen, bei welchem die Allantois anfangs ein enges Rohr darstellt, das vom Nabel noch in den Nabelstrang eine Strecke weit hineinreicht (Fig. 259), weitet er sich im zweiten Monat ein wenig aus und stellt einen spindligen Körper dar, der sich nach oben verjüngt und in eine engere Röhre übergeht. Letztere ist der Urachus, der sich bis zum Nabel erstreckt und sich dort in den aufserembryonalen Teil des Allantoisrohrs fortsetzt, das frühzeitig beim Menschen rückgebildet wird. (Siehe S. 155, 169). Beim Menschen beginnt der Urachus schon gegen das Ende des embryonalen Lebens zu verkümmern; er liefert nebst dem ihn einhüllenden Bindegewebe einen Strang, das Ligamentum vesico-umbilicale medium, welches von dem Scheitel der Blase (Fig. 246 *hbl'*) bis zum Nabel führt und im ersten Lebensjahre häufig noch einen Epithelstrang, einen Rest der ursprünglichen Epithelröhre, einschliefst.

Fig. 260. Schema der Urogenitalorgane eines Säugetiers aus frühem Stadium. Nach ALLEN THOMSON, aus BALFOUR.

Die Teile sind vorzugsweise im Profil, der MÜLLERsche und der Urnierengang aber von vorn gesehen dargestellt.

3 Ureter, *4* Harnblase, *5* Urachus, *ot* Keimdrüse (Eierstock oder Hoden), *W* linke Urniere, *x* Zwerchfellsband der Urniere, *w* Urnierengang, *m* MÜLLERscher Gang, *gc* Genitalstrang aus den von gemeinsamer Scheide umschlossenen WOLFFschen und MÜLLERschen Gängen bestehend, *i* Mastdarm, *ug* Urogenitalsinus, *cp* Geschlechtshöcker, der zur Klitoris oder zum Penis wird, *ls* Geschlechtswülste, aus denen die grofsen Schamlippen oder der Hodensack hervorgehen.

Die Entwicklung der äufseren Geschlechtsteile beginnt sich in der Umgebung der Kloake schon sehr frühzeitig bemerkbar zu machen. Bei menschlichen Embryonen, welche 11—13 mm lang sind (NAGEL), entsteht am vorderen Rande der Kloake, die zu dieser Zeit noch durch die zu einer Rinne vertiefte Kloakenmembran verschlossen ist, durch Wucherung des Bindegewebes ein kleiner, nach aufsen vorspringender Hügel, der Geschlechtshöcker (Fig. 262 *gh*). An seiner unteren Fläche befindet sich eine seichte Rinne (*gr*), die sich nach abwärts bis zur Kloakenmembran erstreckt. Von der Rinne dringt eine

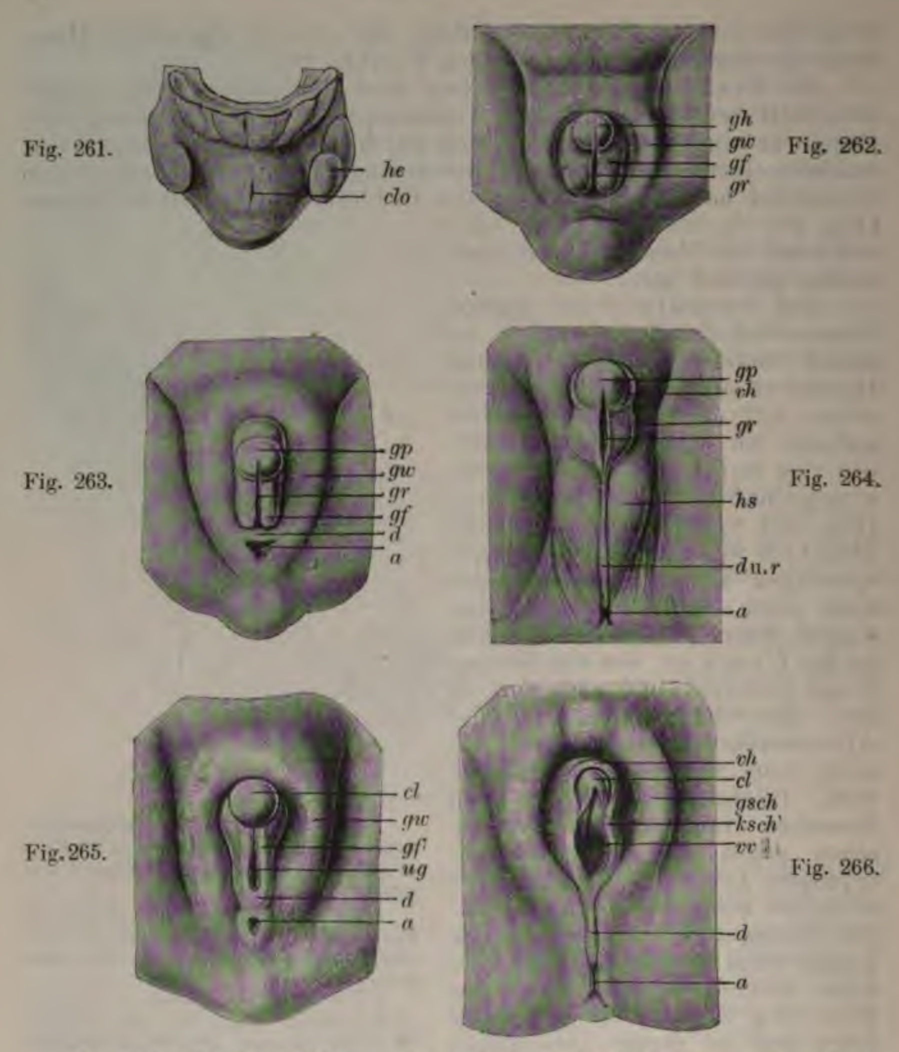


Fig. 261—266. **Entwicklung der äufseren Geschlechtsorgane im männlichen und weiblichen Geschlecht.** Nach Ecker-Zieglerschen Wachsmodellen.

Obwohl in neueren Abhandlungen Abbildungen gegeben sind, welche die fraglichen Verhältnisse genauer darstellen, sind die vorliegenden Figuren doch beibehalten worden, da die Ecker-Zieglerschen Wachsmodelle als Unterrichtsmittel allgemein eingeführt sind und zur Veranschaulichung der Entwicklung der äufseren Geschlechtsorgane dienen, welcher Zweck ja auch durch sie in befriedigender Weise erreicht wird.

Fig. 261 u. 262 sind zwei Stadien, in denen eine Geschlechtsverschiedenheit noch nicht zu erkennen ist. Fig. 262 von einem 8 Wochen alten Embryo. Die beiden Figuren 263 u. 264 von $2^1/_2$ und 3 Monate alten Embryonen zeigen die Umbildung der ursprünglichen Anlage im männlichen Geschlecht. Die Figuren 265 u. 266 stellen die Umbildung im weiblichen Geschlecht dar ($2^1/_2$ und $4^1/_2$ Monat).

Für alle Figuren gelten dieselben Bezeichnungen.

he hintere Gliedmafse, *clo* Kloake, *gh* Geschlechtshöcker, *gf* Geschlechtsfalte, *gr* Geschlechtsrinne, *gw* Geschlechtswülste, *gp* Glans penis (Eichel), *cl* Klitoris, *d* Damm, *a* After, *ug* Eingang zum Sinus urogenitalis oder Vestibulum vaginae, *vv* Vestibulum vaginae (Scheidenvorhof), *vh* Vorhaut, *hs* Hodensack, *d* u. *r* Raphe perinei und scroti, *gsch* grofse Schamlippen (Labia majora), *ksch* kleine Schamlippen (Labia minora).

Epithelleiste (ektodermale Urogenitalplatte) ziemlich tief in den Geschlechtshöcker von seiner Basis bis zu seiner Spitze hinein.

In den nächsten Wochen der Entwicklung springt der Höcker noch mehr nach aufsen hervor und gestaltet sich dabei zu dem Geschlechtsglied um, welches ursprünglich in beiden Geschlechtern gleich beschaffen ist. Dabei weicht die oben erwähnte Epithelleiste ihrer ganzen Länge nach in zwei Epithellamellen auseinander; infolgedessen wird die ursprünglich seichte Rinne an der unteren Fläche des Geschlechtsgliedes zu einer tiefen Spalte umgewandelt, die links und rechts von scharfen, vorspringenden Rändern der Geschlechtsfalten (*gf*) eingeschlossen wird.

Um die Kloake und den an ihrem vorderen Rande sich erhebenden Geschlechtshöcker ist zu dieser Zeit noch eine ringförmige Falte, der Geschlechtswulst, immer deutlicher erkennbar geworden (Fig. 262 *gw*).

Endlich sind auch Veränderungen zu erwähnen, durch welche die schon früher eingeleitete und auf S. 253 beschriebene Sonderung der Kloake in zwei getrennte Kanäle zu ihrem Abschlufs gebracht wird. Die frontale Scheidewand nämlich und die von der Seitenfläche der Kloake vorspringenden Falten wachsen so weit nach abwärts und einander entgegen, dafs sie die Kloakenmembran erreichen und sich mit ihr und untereinander. verbinden. Die Kloake hat sich somit jetzt vollständig in den ventral gelegenen Sinus urogenitalis und in den Mastdarm getrennt. Beide Kanäle öffnen sich dann bald nach aufsen, indem in der Verschlufsplatte die Epithelzellen auseinanderweichen. Man bemerkt daher jetzt in der Geschlechtsgegend (Fig. 263 u. 265) eine hintere Öffnung, den After (*a*), und getrennt von ihr durch eine schmale Scheidewand (*d*) einen gesonderten Eingang in den Sinus urogenitalis (*ug*), welcher sich an der unteren Fläche des Geschlechtsglieds in die tiefe Geschlechtsrinne fortsetzt. Die ursprünglich schmale Scheidewand zwischen After und Geschlechtsöffnung verdickt sich immer mehr bis zum Ende des embryonalen Lebens, drängt die beiden Öffnungen schliefslich weit auseinander und bildet zwischen ihnen den sogenannten Damm (Fig. 264 u. 266 *d*). Hierbei rückt der After (*a*) ganz aus dem Bereich des oben erwähnten Geschlechtswulstes (Fig. 262 *gw*) heraus.

Vom vierten Monat an treten in der Entwicklung der äufseren Geschlechtsteile bei männlichen und bei weiblichen Embryonen gröfsere Verschiedenheiten hervor.

Beim Weibe (Fig. 265 u. 266) sind im ganzen die Umbildungen der ursprünglich gemeinsamen, embryonalen Anlage nur geringfügiger Art; der Geschlechtshöcker wächst nur noch langsam weiter und wird zum weiblichen Glied: der Klitoris (*cl*). Sein vorderes Ende beginnt sich zu verdicken und von dem übrigen Körper als Eichel abzusetzen. Um dieselbe schlägt sich durch einen Faltungsprozefs der Haut eine Art von Vorhaut (das Praeputium clitoridis) (Fig. 266 *vh*) herum. Die beiden Geschlechtsfalten (Fig. 265 *gf*), welche die Rinne an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers begrenzt haben, nehmen beim Weibe eine stärkere Entwicklung als beim Manne und gestalten sich zu den kleinen Schamlippen (Labia minora) um (Fig. 266 *ksch*). Der Zwischenraum zwischen ihnen (Fig. 265 *ug*) und seine Fortsetzung nach innen, der Sinus urogenitalis, welcher den Ausführgang der Harnblase und die durch Ver-

schmelzung der MÜLLERschen Gänge gebildete Scheide aufnimmt, heifst nun Scheidenvorhof oder Vestibulum vaginae (Fig. 266 *vv*). Die Geschlechtswülste (Fig. 265 *gw*) werden beim Weibe durch Einlagerung von Fettgewebe sehr voluminös und gehen auf diese Weise in die grofsen Schamlippen (Labia majora) über (Fig. 266 *gsch*).

Viel tiefgreifendere Umwandlungen haben die entsprechenden Anlagen beim männlichen Geschlecht durchzumachen (Fig. 263 u. 264). Durch ein aufserordentlich starkes Längenwachstum gestaltet sich der Geschlechtshöcker zum männlichen Glied oder den Penis um, welcher der Klitoris des Weibes entspricht. Wie diese besitzt er eine vordere, knopfartige Anschwellung: die Eichel (Fig. 263 *gp*), welche von einer Hautfalte, dem Praeputium (Fig. 264 *vh*), umfafst wird. Der Sinus urogenitalis, der beim Weibe als Scheidenvorhof kurz und weit bleibt, verlängert sich beim Manne in einen langen, engen Kanal: die Harnröhre. Es geschieht dies dadurch, dafs die Furche an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers (Fig. 263 *gr*) sich bei der Entwicklung desselben mit in die Länge auszieht und gleichzeitig vertieft, und dafs die sie umfassenden Geschlechtsfalten (*gf*) sich schon im vierten Monat mit ihren Rändern eng aneinanderlegen (Fig. 264) und nach und nach verschmelzen, bis auf eine kleine an der Spitze der Eichel übrig bleibende Öffnung.

Der Anfang der Harnröhre erfährt vom dritten Monat an Veränderungen, durch welche die Vorsteherdrüse oder Prostata gebildet wird (Fig. 249 *pr*). Die Wandungen nämlich verdicken sich beträchtlich, erhalten glattes Muskelgewebe und stellen einen ringförmigen Wulst dar, in welchen vom Epithel des Rohrs mehrere Ausstülpungen hineindringen und durch ihre Verästelungen die drüsigen Partien des Organes liefern. An seiner hinteren Wand finden sich, wie bekannt, die Ausmündungen der Samenleiter (*dej*) und zwischen ihnen der Sinus prostaticus oder Uterus masculinus (*um*), der aus den MÜLLERschen Gängen entstanden ist. (Siehe S. 246.)

Eine zweite Verwachsung gehen beim Manne die Geschlechtswülste (Fig. 263 *gw*) ein, welche beim Weibe zu den grofsen Schamlippen werden. Sie legen sich um die Wurzel des Penis herum und verwachsen dabei in der Medianebene, an welcher die Vereinigungsstelle auch später noch durch die sogenannte Raphe scroti (Fig. 264 *r*) angedeutet wird. In den so gebildeten Hodensack (*hs*) wandern dann, wie schon oben (S. 247) erwähnt, die Hoden gegen Ende des embryonalen Lebens hinein.

Aus der Tatsache, dafs ursprünglich die äufseren Geschlechtsteile in beiden Geschlechtern ganz gleichartig beschaffen sind, erklärt sich auch die Erscheinung, dafs bei Störung des normalen Entwicklungsganges Formen zustande kommen, bei welchen unter Umständen aufserordentlich schwer zu entscheiden ist, ob man es mit männlichen oder weiblichen äufseren Geschlechtsteilen zu tun hat. Es sind diese Fälle in früheren Zeiten fälschlicherweise als Zwitterbildung oder Hermaphroditismus bezeichnet worden. Sie können eine doppelte Art der Entstehung haben. Entweder sind sie darauf zurückzuführen, dafs im weiblichen Geschlecht der Entwicklungsprozefs in ähnlicher Weise wie beim Manne weiter als normal fortschreitet, oder darauf, dafs beim Manne die Entwicklungsprozesse frühzeitig einen Stillstand erfahren und dadurch zu Bildungen führen, die den weiblichen Geschlechtsteilen ähnlich sind.

Was die erstere Art der Mifsbildungen betrifft, so nimmt im weiblichen Geschlecht zuweilen der Geschlechtshöcker eine solche Form und Gröfse an, dafs er dem männlichen Gliede gleicht. Die Übereinstimmung kann noch gröfser werden, wenn die Eierstöcke anstatt ins kleine Becken nach der Leistengegend hinwandern (vergleiche S. 243), durch die Bauchwand hindurchdringen und sich in die grofsen Schamlippen einbetten. Infolgedessen legen sich die letzteren über die Wurzel der mächtigen Klitoris herüber und täuschen eine Art von Hodensack vor.

Häufiger sind die Mifsbildungen im männlichen Geschlecht, welche zur Annahme des Hermaphroditismus Veranlassung gegeben haben. Sie sind darauf zurückzuführen, dafs die Verwachsungsprozesse, die normalerweise sich abspielen, unterblieben sind. Wir erhalten dann ein Geschlechtsglied, das gewöhnlich verkümmert ist, und an dessen unterer Fläche anstatt der Harnröhre nur eine Furche verläuft, eine Mifsbildung, welche als Hypospadie bezeichnet wird. Mit diesen Bildungsfehlern kann sich zweitens eine Hemmung des normalen Descensus testiculorum verbinden. Die Hoden bleiben in der Leibeshöhle liegen, und die Geschlechtswülste gewinnen so eine Ähnlichkeit mit den grofsen Schamlippen des Weibes.

III. Die Entwicklung der Nebennieren.

Die Besprechung der Entwicklung der Nebennieren geschieht am besten im Anschlufs an das Urogenitalsystem. Denn abgesehen davon, dafs die Nebennieren und die Harngeschlechtsorgane bei allen Wirbeltieren räumlich sehr nahe zusammengelagert sind, stehen sie auch in ihrer Entwicklungsgeschichte in sehr naher Beziehung zueinander. Indessen ist nicht zu leugnen, dafs zur Zeit noch alle entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über die Nebenniere, um uns eines Ausdrucks von Rabl zu bedienen, „etwas Unbefriedigendes an sich tragen". Ich beschränke mich daher hier auf einige wenige Angaben und verweise im übrigen auf den demnächst erscheinenden, ausführlichen Artikel im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre.

Bekanntlich unterscheidet man bei den Nebennieren zwei verschiedene Substanzen, die bei den Säugetieren nach ihrer gegenseitigen Lage als Mark und Rinde beschrieben werden. Die meisten Forscher nehmen für sie einen doppelten Ursprung an. Das Mark lassen sie von den Ganglienanlagen des sympathischen Grenzstranges abstammen, daher denn in manchen Lehrbüchern die Nebennieren auch beim Sympathicus abgehandelt werden. Dagegen herrschen über die Entwicklung der Rindensubstanz, welche bei den Selachiern als eine besondere Drüse, die Zwischenniere (Interrenalkörper), auftritt, sehr verschiedene Auffassungen. Einige Forscher leiten sie von Anhäufungen von Bindegewebszellen ab, welche sich am vorderen Abschnitt der Urniere im Verlauf der unteren Hohl- und Kardinalvene bilden, andere dagegen schreiben ihr einen epithelialen Ursprung zu, sind aber hierbei auch wieder verschiedener Meinung, ob das Coelomepithel oder Epithelstränge der Urniere durch besondere Wucherungen das Baumaterial für die Rindensubstanz der Nebenniere liefern. Die ganze Frage ist daher zur Zeit nichts weniger als spruchreif.

Während ihrer Entwicklung ist die Nebenniere eine Zeitlang von recht ansehnlicher Gröfse. Bei den Säugetieren verdeckt sie vorübergehend die viel kleinere Niere, so bei dem in Fig. 247 abgebildeten menschlichen Embryo der achten Woche, bei welchem links die Nebenniere (*nn*) in normaler Lage zu sehen ist, während sie rechts entfernt ist, um die Niere (*n*) blofszulegen; dann bleibt sie hinter der Niere im Wachstum zurück, ist aber beim Neugeborenen (Fig. 232), wo sie schon als halbmondförmiger Körper (*nn*) der Niere (*n*) aufsitzt, im Verhältnis zu ihr immer noch gröfser als beim Erwachsenen.

Während der Entwicklung scheinen zuweilen kleine Partien sich von der Nebennierenrinde abzutrennen und in der Nachbarschaft der Geschlechtsorgane zu bleiben, deren Lageveränderungen sie mit durchmachen. So erklären sich wohl die von MARCHAND beobachteten accessorischen Nebennieren im breiten Mutterband.

Repetitorium zu Kapitel X.

Als Bildungsprodukte des mittleren Keimblattes sind aufzuführen: das Epithel der Leibeshöhle (des Herzbeutels, der Brust- und Bauchhöhle, der Höhle des Hodensackes), die willkürliche, quergestreifte Muskulatur, die Samen- und Eizellen, das Epithel der Geschlechtsdrüsen, der Nieren und ihrer Ausführwege, die Rinde der Nebenniere.

I. Die Entwicklung der Muskulatur. 1) Am Rumpf entwickelt sich die Muskulatur aus der an Chorda und Nervenrohr angrenzenden Schicht der Ursegmente, welche durch Abscheidung von Muskelfibrillen sich zu einer Muskelplatte (Myotom) umgestaltet.

2) Die Muskelplatte vergröfsert sich dorsal nnd ventral, wo sie in die äufsere (laterale) Epithelschicht der Ursegmente übergeht (Wachstumszone), und breitet sich nach oben über das Nervenrohr, nach abwärts in die Bauchwandungen hinein aus.

3) Die Muskulatur besteht anfangs aus Segmenten längsverlaufender Fasern (Myomeren), welche durch bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) voneinander getrennt sind, und ruft so die erste Gliederung des Körpers der Wirbeltiere in Metameren hervor.

4) Von den Muskelplatten wachsen Knospen in die Anlagen der Gliedmafsen und liefern so die ganze Extremitätenmuskulatur.

II. Die Entwicklung des Urogenitalsystems. 1) Die erste Anlage ist in beiden Geschlechtern ein und dieselbe; sie besteht a) aus drei Paar Kanälen, dem Vor- oder Urnierengang, dem MÜLLERschen Gang und dem Harnleiter; b) aus vier Paar Drüsen, der Vorniere, der Urniere, der Niere, der zuerst indifferenten Geschlechtsdrüse.

2) Vorniere und Vornierengang entstehen aus mehreren, segmental auftretenden Auswüchsen des parietalen Mittelblattes, die sich zu einem Längsstrang verbinden, der sich später aushöhlt.

3) Die segmental entstandenen, in querer Richtung verlaufenden Zellstränge werden, indem sie eine Höhlung erhalten, zu den Vornierenkanälchen und bleiben durch Flimmertrichter (Nephrostome) mit der Leibeshöhle in Verbindung. In unmittelbarer Nähe der Flimmertrichter entwickelt sich zur Seite des Mesenteriums ein MALPIGHIscher Gefäfs-

knäuel (Glomerulus, Glomus), der bei Teleostiern in einen abgekapselten Teil der Leibeshöhle (Vornierenkammer) zu liegen kommt.

4) Der im Zusammenhang mit den Vornierenkanälchen gebildete Längsstrang wird zum vordersten Teil des Vornieren- oder Urnierengangs. Er verlängert sich allmählich nach hinten, bis er die Kloake (letztes Stück des Enddarms) erreicht, mit ihrer Wand verschmilzt und dadurch seine hintere Ausmündung erhält. Das Auswachsen nach hinten geschieht in einer zweifach verschiedenen Weise:

a) Bei Selachiern und Säugetieren verbindet sich das hintere Ende des vorn entstandenen, kurzen Längskanals mit dem äufseren Keimblatt und wächst ihm entlang nach hinten, bis es die Kloake erreicht.

b) Bei den übrigen Wirbeltieren springt das hintere Ende des vorn entstandenen Vornierengangs als ein abgerundeter Höcker frei in den Zwischenraum zwischen mittlerem und äufserem Keimblatt hinein und wächst frei nach hinten aus, bis es sich mit der Kloakenwand verbindet.

5) Hinter der Vorniere entsteht die Urniere dadurch, dafs bei der Abschnürung der Ursegmente von den Seitenplatten segmental angeordnete Zellenschläuche (Ursegment-Kommunikationen, Rabl) oder Zellstränge gebildet werden (Nephrotome), welche an ihrem einen Ende mit der Leibeshöhle zusammenhängen und mit ihrem anderen Ende sich mit dem seitlich gelegenen Urnierengang in Verbindung setzen und zu den Urnierenkanälchen werden. (Entwicklung von Malpighischen Körperchen, von sekundären und tertiären Urnierenkanälchen).

6) Bei den höheren Wirbeltieren ist die Entwicklung der Urniere eine gewissermafsen abgekürzte, insofern die bei der Abschnürung der Ursegmente entstehenden getrennten Zellenstränge ganz dicht zusammen liegen und eine scheinbar ungesonderte Zellenmasse, die Mittelplatte oder das Urnierenblastem, bilden, aus welchem sich die Urnierenkanälchen späterhin, wenn sie deutlich unterscheidbar werden, gleichsam herausdifferenziert zu haben scheinen.

7) Bei einigen Selachiern, Amphibien etc. bleibt die Urniere mit der Leibeshöhle durch Flimmertrichter (Nephrostome) in offener Verbindung, während bei allen Amnioten die Urnierenkanälchen ihren Zusammenhang mit der Leibeshöhle durch Schwund der Flimmertrichter frühzeitig aufgeben.

8) Die bleibende Niere entsteht zuletzt am hintersten Abschnitt des Urnierengangs, worüber noch zwei verschiedene Ansichten herrschen.

a) Nach der einen Ansicht geht die Niere aus zwei verschiedenen Anlagen hervor: 1) aus einer Ausstülpung vom Ende des Urnierengangs, welche den Harnleiter, das Nierenbecken und die geraden Harnkanälchen (also den Ausführungsapparat) liefert; 2) aus einem Nierenblastem, welches eine Verlängerung des Urnierenblastems nach rückwärts darstellt, mit diesem den gleichen Ursprung hat und sich in die gewundenen Harnkanälchen mit den Malpighischen Körperchen (also in den sekretorischen Nierenteil) umwandelt.

b) Nach der anderen Ansicht gehen die Drüsenkanälchen der Mark- wie der Rindensubstanz aus Sprossen hervor, die aus dem Harnleiter nach dem Schema der gewöhnlichen Drüsenentwicklung auswachsen.

9) Die hinten entstandenen Anlagen der Nieren vergröfsern sich rasch und verändern ihre Lage, indem sie neben den Urnieren mehr

nach vorn rücken, wobei sich auch der Harnleiter vom Urnierengang ablöst und auf die hintere Fläche der Harnblase wandert.

10) Bei niederen Wirbeltieren entsteht durch Abspaltung vom Urnierengang der ihm parallel laufende MÜLLERsche Gang.

11) Bei den Amnioten ist die Beziehung des MÜLLERschen Ganges zum Urnierengang noch unklar, da das vordere Ende des ersteren sich durch eine rinnenförmige Einbuchtung des Epithelüberzugs an der lateralen Fläche der Urniere anlegt, vom übrigen Teile aber noch unentschieden ist, ob er selbständig nach hinten auswächst oder sich vom Urnierengang abschnürt.

12) Die Geschlechtsdrüsen gehen aus zwei Anlagen hervor: 1) aus dem an der medialen Fläche der Urniere gelegenen Keimepithel der Leibeshöhle; 2) aus den Geschlechtssträngen, die von dem angrenzenden Teil der Urniere dem Keimepithel entgegenwachsen.

13) Vom Keimepithel (mit seinen Ureiern und Ursamenzellen) stammen die spezifischen Bestandteile der Geschlechtsdrüsen: die Eier und die Samenzellen, ab.

14) Im weiblichen Geschlecht entstehen infolge eines Durchwachsungsprozesses des Keimepithels und des unterliegenden Stroma PFLÜGERsche Schläuche und Eiballen und aus diesen schliefslich junge, eine einzige Eizelle enthaltende Eifollikel; im männlichen Geschlecht bilden sich infolge eines entsprechenden Vorgangs Samenampullen (Selachier, einige Amphibien) oder Samenkanälchen (Tubuli seminiferi) mit ihren Samenmutterzellen.

15) Die Geschlechtsstränge der Urniere beteiligen sich an der Zusammensetzung der Marksubstanz des Eierstocks als Markstränge; am Hoden setzen sie sich mit den Samenampullen oder den Samenkanälchen in Verbindung und liefern die Tubuli recti und das Rete testis, also den Anfangsteil der Ausführwege des Samens.

16) Die Eifollikel setzen sich aus einem zentral gelegenen Ei, aus einer Hülle von Follikelzellen und aus einer blutgefäfsführenden Bindegewebskapsel (Theca folliculi) zusammen.

17) Bei den Säugetieren wandeln sich die Follikel dadurch, dafs die Follikelzellen an Menge zunehmen und Follikelflüssigkeit ausscheiden, in GRAAFsche Bläschen um. (Eihügel, Membrana granulosa.)

18) Die GRAAFschen Bläschen werden nach Entleerung der reifen Eizellen in die Bauchhöhle zu den gelben Körpern dadurch, dafs sich aus den zerrissenen Gefäfsen Blut in die Höhle ergiefst, und dafs die Follikelzellen und die Bindegewebskapsel unter Auswanderung weifser Blutkörperchen wuchern. (Wahre und falsche Corpora lutea.)

19) Die gelben Körper bedingen später durch Schrumpfung die Narben und Schwielen an der Oberfläche älterer Eierstöcke.

20) Die in beiden Geschlechtern gleichartigen Anlagen des Urogenitalsystems finden später im männlichen und weiblichen Geschlecht eine verschiedene Verwendung unter teilweiser Rückbildung.

21) Im männlichen Geschlecht wird der Urnierengang zum Samenleiter, beim Weibe verkümmert er (GARTNERsche Gänge).

22) Der MÜLLERsche Gang übernimmt beim Manne keine Funktion und bleibt nur in unscheinbaren Resten an beiden Enden erhalten (Hydatide des Nebenhodens, Sinus prostaticus oder Uterus masculinus); beim Weibe wird er zum Ausführapparat des Eierstocks, der vordere Abschnitt zum Eileiter, der hintere Abschnitt zur Gebärmutter und

Scheide, indem er mit dem gleichnamigen Kanal der anderen Seite, soweit er in den Genitalstrang eingeschlossen ist, verschmilzt.

23) Die Urniere bleibt beim Manne in ihrem vorderen Abschnitt, welcher sich durch die Geschlechtsstränge mit den Samenkanälchen verbunden hat, als Epididymis bestehen, der Rest verkümmert zur Paradidymis; beim Weibe verkümmern beide Teile zum Epoophoron und Paroophoron, die der Epididymis und Paradidymis entsprechen.

24) Die Geschlechtsdrüsen, welche sich in der Lendenregion anlegen, rücken allmählich nach dem Becken herab. (Descensus testiculorum et ovariorum. Schräger Verlauf der Vasa spermatica).

25) Beim Ortswechsel der Geschlechtsdrüsen spielt das Leistenband eine Rolle, welches von der Urniere unter dem Bauchfell zur Leistengegend zieht, durch die Bauchwand tritt und in der Haut der die Kloake umgebenden Geschlechtswülste endet. (Gubernaculum Hunteri beim Mann. Ligamentum teres und Lig. ovarii beim Weibe.)

26) Der Hoden wird einige Zeit vor der Geburt in den Hodensack aufgenommen, der dadurch entsteht, dafs das Bauchfell eine Ausstülpung (Processus vaginalis peritonei) durch die Bauchwand hindurch in den Geschlechtswulst bildet, und dafs sich die Ausstülpung durch Verschlufs des Leistenkanals von der Bauchhöhle abschliefst.

27) Die Schichten des Hodensacks oder die Hüllen des Hodens entsprechen gemäfs ihrer Entwicklung den einzelnen Schichten der Leibeswand, wie die nachfolgende vergleichende Übersicht lehrt:

Hüllen des Hodens.	Bauchwand.
Scrotum mit Tunica dartos.	Bauchhaut.
COOPERsche Fascie.	Oberflächliche Bauchfascie,
Tunica vaginalis communis mit Cremaster.	Muskelschicht und Fascia transversa abdominis.
Tunica vaginalis propria (parietales und viscerales Blatt).	Bauchfell.

28) Die äufseren Geschlechtsteile entwickeln sich beim Manne und beim Weibe aus einer gleichartigen Anlage in der Umgebung der Kloake.

29) Als Kloake wird eine Grube am hinteren Ende des Embryo bezeichnet, in welche der Enddarm und die Allantois einmünden, nachdem die letztere noch an der hinteren Fläche ihres verjüngten Endabschnittes, des Sinus urogenitalis, dicht nebeneinander die MÜLLERschen Gänge und die Urnierengänge aufgenommen hat.

30) Die Kloake wird durch vorwachsende Falten, welche sich zum Damm verbinden, in eine vordere und eine hintere Abteilung zerlegt, von denen die vordere die Verlängerung des Sinus urogenitalis, die hintere Abteilung die Verlängerung des Darms ist (After).

31) Am vorderen Rande der Kloake, später des Sinus urogenitalis, findet sich in beiden Geschlechtern der Geschlechtshöcker, welcher an seiner unteren Fläche eine von den zwei Geschlechtsfalten begrenzte Rinne trägt; er wird nebst der unter ihm gelegenen Kloake (resp. Sinus urogenitalis) von den Geschlechtswülsten umfafst.

32) Im weiblichen Geschlecht bleibt der Geschlechtshöcker klein und wird zur Klitoris, die Geschlechtsfalten werden zu den kleinen Schamlippen, die Geschlechtswülste zu den grofsen Schamlippen, der Sinus urogenitalis bleibt kurz und weit und stellt den Vorhof dar, welcher die Scheide (das Ende der MÜLLERschen Gänge) und die Ausmündung der Allantois oder Harnblase, die weibliche Harnröhre, aufnimmt.

33) Im männlichen Geschlecht wächst der Geschlechtshöcker zum männlichen Gliede aus; die Geschlechtsfalten an seiner unteren Fläche schliefsen sich zu einem Kanal, welcher als Verlängerung des eng bleibenden Sinus urogenitalis erscheint, mit ihm zusammen als männliche Harnröhre bezeichnet wird und an seinem Anfang die Samenleiter und den Uterus masculinus aufnimmt; die Geschlechtswülste legen sich nach Aufnahme der Hoden um die Wurzel des männlichen Gliedes herum und verwachsen zum Hodensack.

34) Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die vergleichbaren Teile der äufseren und der inneren Geschlechtsorgane in beiden Geschlechtern und über ihre Ableitung von der ursprünglich indifferenten Anlage des Urogenitalsystems bei den Säugetieren.

Männliche Geschlechtsteile.	Gemeinschaftliche Ausgangsform.	Weibliche Geschlechtsteile.
Samenampullen und Samenkanälchen.	Keimepithel.	Eifollikel, Graafsche Bläschen.
	Urniere.	
a) Nebenhoden. Epididymis mit Rete testis u. Tubuli recti.	a) Vorderer Teil mit den Geschlechtssträngen (Geschlechtsteil).	a) Epoophoron mit Marksträngen des Eierstocks.
b) Paradidymis.	b) Hinterer Teil (eigentlicher Urnierenteil).	b) Paroophoron.
Samenleiter mit Samenbläschen.	Urnierengang.	Gaertnersche Kanäle einiger Säugetiere.
Niere und Ureter.	Niere und Ureter.	Niere und Ureter.
Hydatide des Nebenhodens. Sinus prostaticus. (Uterus masculinus.)	Müllerscher Gang.	Eileiter und Fimbrien. Gebärmutter und Scheide.
Gubernaculum Hunteri.	Leistenband der Urniere.	Rundes Mutterband und Ligamentum ovarii.
Männliche Harnröhre (Pars prostatica und membranacea).	Sinus urogenitalis.	Vorhof der Scheide.
Männliches Glied.	Geschlechtshöcker.	Klitoris.
Pars cavernosa urethrae.	„ falten.	Kleine Schamlippen.
Hodensack.	„ wülste.	Grofse Schamlippen.

III. Die Entwicklung der Nebenniere. 1) Nach der Ansicht mehrerer Forscher sprossen aus dem vordersten Abschnitt der Urniere Nebennierenstränge hervor und erzeugen die Rindensubstanz. (?)

2) Die Marksubstanz der Nebenniere der Säugetiere leitet sich wahrscheinlich von Zellen des sympathischen Grenzstrangs ab.

3) Die Nebenniere ist eine Zeitlang gröfser als die Niere.

Elftes Kapitel.

Die Organe des äufseren Keimblattes.

Das äufsere Keimblatt führt seit langer Zeit auch den Namen des Hautsinnesblattes. Hiermit sind gleich seine beiden wichtigsten Leistungen gekennzeichnet. Denn einmal liefert es die Oberhaut mit ihren mannigfachen Produkten, als: Haare, Nägel, Schuppen, Hörner, Federn; ferner Drüsen verschiedener Art: die Talg-, Schweifs- und Milchdrüsen. Zweitens ist es zugleich der Mutterboden, aus welchem sich das Nervensystem und die wichtigsten funktionellen Bestandteile der Sinnesorgane: die Seh-, Hör- und Riechzellen, herleiten.

I. A. Die Entwicklung des Central-Nervensystems.

Da das Centralnervensystem der Wirbeltiere zu den Organen gehört, welche sich nach Sonderung des Keimes in die vier primären Keimblätter am frühzeitigsten anlegen, mufste auf die ersten Stadien seiner Entwicklung schon früher eingegangen werden: 1) auf die Sonderung des äufseren Keimblattes in zwei Bezirke: in das verdünnte Hornblatt (*ep*) und in die dickere, median gelegene Nerven- oder Medullarplatte (*mp*); 2) auf die Umwandlung der letzteren zur Medullarrinne, indem die Ränder der Platte sich zu den Rückenwülsten erheben, und endlich 3) auf die Umbildung der Rinne zum Nervenrohr durch Verwachsung der Medullarwülste an ihren Rändern.

Als eine einheitliche Anlage erhält sich das Nervenrohr nur beim Amphioxus lanceolatus, bei allen übrigen Wirbeltieren dagegen sondert es sich in Rückenmark und Gehirn.

1. Die Entwicklung des Rückenmarks.

Der sich zum Rückenmark umbildende Teil des Nervenrohrs zeigt auf dem Querschnitt eine ovale Form (Fig. 131). Von Anfang an läfst er eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte erkennen (Fig. 267). Denn seine beiden Seitenwandungen sind stark verdickt und bestehen aus mehreren Lagen langer, cylindrischer Zellen, während oben und unten seine Wand längs eines schmalen Streifens dünn bleibt und als vordere und hintere Commissur oder als Boden- und Deckplatte (*dp* und *bp*) (His) unterschieden werden.

So bleibt in der Zusammensetzung des Nervenrohrs aus zwei gröfseren dicken und zwei schmalen dünneren Streifen, welche Anordnung ebenso auf den Bau des fertigen Organes übergeht, seine

paarige Entstehung aus zwei längsverlaufenden Nervenplatten, welche einstmals den spaltförmigen, längsgestreckten Urmund begrenzten, auf das deutlichste erhalten. Die Bodenplatte oder vordere Commissur, in deren Bereich die Ausbildung von Ganglienzellen unterbleibt und die Epithelzellen sich nur in epitheliale Stürzsubstanz umwandeln, entspricht der Verwachsungslinie der Urmundränder; die Deckplatte oder hintere Commissur dagegen ist die später entstehende Nahtlinie, welche sich bei der Umwandlung der Nervenrinne zum Rohr ausbildet.

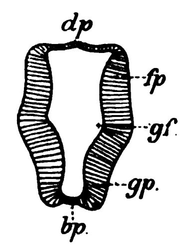


Fig. 267. **Schematischer Durchschnitt durch die Anlage des Nervenrohrs zur Unterscheidung einzelner Regionen.** Einteilung nach His. Schema nach Froriep. *bp* Bodenplatte, *dp* Deckplatte, *gp* Grundplatte, *fp* Flügelplatte, *gf* Grenzfurche.

In den beiden verdickten Seitenhälften (Fig. 267) kommt es nachträglich noch zu einer weiteren Sonderung in eine dorsale (*fp*) und ventrale Längszone (*gp*), welchen His auch die Namen Flügelplatte und Grundplatte gegeben hat. Sie werden durch eine allerdings nur wenig ausgeprägte Rinne: die Grenzfurche von His (*gf*), voneinander getrennt. Ihre Sonderung hängt mit der getrennten Ausbildung sensibler und motorischer Ganglienlager zusammen. Demnach sind sowohl am embryonalen als auch am ausgebildeten Rückenmark folgende Bezirke zu unterscheiden:

1) die linke Medullarplatte;
2) die rechte Medullarplatte, jede wieder zusammengesetzt aus:
   a) einer dorsalen sensiblen,
   b) einer ventralen motorischen Längszone;
3) die vordere Commissur oder Bodenplatte, welche der Nahtlinie der Urmundränder entspricht;
4) die hintere Commissur oder Deckplatte, welche die hintere Nahtlinie des Nervenrohrs darstellt.

Die weitere Entwicklung erfolgt in der Weise, dafs linke und rechte Medullarplatte sich sehr frühzeitig aufserordentlich stark verdicken (Fig. 268). Bei der lebhaften Vermehrung ihrer Zellen ist leicht die interessante Tatsache festzustellen, dafs alle Kernteilungsfiguren immer dicht an der inneren, dem Zentralkanal zugewandten Fläche des Nervenrohrs, zuweilen in überraschender Menge, liegen, eine Erscheinung, die auch bei der Entwicklung der Hirnblasen wiederkehrt. Nervenrohr und Epidermis haben also infolge der verschiedenen Bedingungen, unter welche sie beim Entwicklungsprozefs geraten, verschieden orientierte Zuwachsflächen zur Vermehrung ihrer Elementarteile erhalten.

Die Zellen des Nervenrohrs sondern sich frühzeitig in zwei verschiedene histologische Gruppen: 1) in Elemente, welche das Stützgerüst liefern: das den Centralkanal (Fig. 268 *ck*) umhüllende Epithel und die Spongiosa (Spongioblasten von His), und 2) in Elemente, welche sich in Ganglienzellen und in Nervenfasern umwandeln (Neuroblasten, His). Bei dem letzteren Prozefs kommt es noch zu einer neuen Sonderung. Die an Zahl immer mehr zunehmenden Nervenfasern lagern sich nämlich der Zellenmasse von aufsen auf; sie sind bei ihrem ersten Auftreten marklos (Fig. 268 *ws* u. Fig. 293) und um-

geben sich erst nachträglich teils früher, teils später mit einer Markhülle. Auf diese Weise entsteht eine central gelegene, die Ganglienzellen enthaltende, graue Substanz (*gs*) und eine ihr oberflächlich wie ein Mantel aufgelagerte, weifse Substanz (*ws*), an welcher dann wieder eine Einteilung in vordere, seitliche und hintere Rückenmarkstränge vorzunehmen ist.

Da an der mächtigen Volumsentfaltung die Boden- und Deckplatte nicht beteiligt ist, wie sie auch keine Ganglienzellen bildet, so kommt sie immer mehr in die Tiefe, an den Grund einer vorderen und einer hinteren Längsfurche (Fig. 268) zu liegen. Schliefslich setzt sich das ausgebildete Rückenmark aus zwei mächtigen Seitenhälften zusammen, die durch eine vordere und eine hintere, tiefe Längsspalte voneinander getrennt und nur in der Tiefe durch eine dünne Querbrücke verbunden werden. Da letztere sich von der im Wachstum zurückgebliebenen Deck- und Schlufsplatte ableitet, birgt sie in ihrer Mitte den ebenfalls klein gebliebenen Centralkanal.

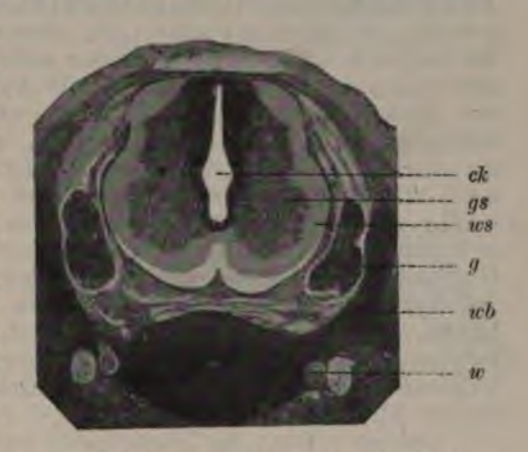


Fig. 268. **Querschnitt durch Rückenmark und knorplige Wirbelsäule eines menschlichen Embryo.**
ck Centralkanal, *gs* graue Substanz, *ws* weifse Substanz des Rückenmarks, *g* Spinalganglion mit hinterer Wurzel, *wk* Wirbelkörper mit Chordarest, *wb* Wirbelbogen.

Anfangs nimmt das Rückenmark die ganze Länge des Rumpfes ein, beim Menschen bis zum vierten Monat der embryonalen Entwicklung. Es reicht daher zu der Zeit, wo sich das Achsenskelett in einzelne Wirbelabschnitte gegliedert hat, von dem ersten Hals- bis zum letzten Steifsbeinwirbel herab. Das Ende des Rückenmarks beginnt aber keine Ganglienzellen und Nervenfasern zu bilden, sondern bleibt zeitlebens als ein dünnes, epitheliales Rohr erhalten. Es setzt sich von dem gröfseren, vorderen Abschnitt, der Nervenfasern und Ganglienzellen entwickelt hat, durch eine konisch verjüngte Stelle ab, die in der deskriptiven Anatomie als Conus medullaris beschrieben wird.

Solange das Rückenmark in seinem Wachstum mit der Wirbelsäule gleichen Schritt hält, treten die aus ihm entspringenden Nervenpaare unter rechtem Winkel direkt zu den Zwischenwirbellöchern hin, um den Wirbelkanal zu verlassen. Die Anordnung ändert sich beim Menschen vom vierten Monat an; von da ab bleibt das Rückenmark in seinem Wachstum hinter dem Wachstum der Wirbelsäule zurück und kann daher den Wirbelkanal nicht mehr ganz ausfüllen. Da es nun oben an der Medulla oblongata befestigt ist, und da diese mit dem Hirn in der Schädelkapsel festgehalten wird, so mufs es in dem Wirbelkanal von unten nach oben emporsteigen. Im sechsten Monat findet sich der Conus medullaris im Anfang des Sakralkanals, bei der Geburt in der Gegend des dritten Lendenwirbels und einige

Jahre später am unteren Rande des ersten Lendenwirbels, wo er auch beim Erwachsenen endet.

Bei dem Heraufsteigen (dem Ascensus medullae spinalis) wird das letzte Ende des Rückenmarks: das dünne epitheliale Rohr, welches am Steifsbein festgeheftet ist, in einen langen, dünnen Faden ausgezogen, der auch noch beim Erwachsenen als Filum terminale internum und externum bestehen bleibt. Der Faden zeigt am Anfang eine kleine Höhlung, die von flimmernden Cylinderzellen umgeben wird und eine Fortsetzung vom Centralkanal des Rückenmarks ist. Weiter nach abwärts setzt er sich dann in Form eines Bindegewebsstrangs bis zum Steifsbein fort.

Eine zweite Folge des Emporsteigens des Rückenmarks ist eine Änderung in der Verlaufsweise der Anfänge der peripheren Nervenstämme. Da ihre Ursprünge zugleich mit dem Rückenmark im Wirbelkanal immer mehr kopfwärts zu liegen kommen, die Stellen aber, wo sie durch die Zwischenwirbellöcher austreten, sich nicht verändern, so müssen sie aus der queren in eine immer schrägere Verlaufsrichtung übergehen, um so mehr, je weiter unten sie den Wirbelkanal verlassen. In der Halsgegend ist ihr Verlauf noch ein querer, in der Brustgegend beginnt er mehr und mehr schräg zu werden und wird endlich in der Lendengegend und noch mehr in der Kreuzbeingegend ein steil nach abwärts gerichteter. Hierdurch kommen die vom letzten Teil des Rückenmarks ausgehenden Nervenstämme eine grofse Strecke weit in den Wirbelkanal zu liegen, ehe sie zu den zum Durchtritt dienenden Kreuzbeinlöchern gelangen; sie umfassen dabei den Conus medullaris und das Filum terminale und stellen die als Pferdeschweif oder Cauda equina bekannte Bildung dar.

Endlich erfährt das Rückenmark auch noch in seiner Form einige Veränderungen. Schon vom dritten und vierten Monat an wachsen die Stellen, an denen die peripheren Nerven zur vorderen und zur hinteren Extremität abgehen, und welche dem Hals- und Lendenmark angehören, stärker, indem in ihnen Ganglienzellen reichlicher zur Ausbildung kommen; sie werden als Hals- und Lendenanschwellung (Intumescentia cervicalis und lumbalis) unterschieden.

2. Die Entwicklung des Gehirns.

Wie für das Rückenmark, ist auch für das Gehirn die Ausgangsform ein einfaches Rohr. Frühzeitig, jedoch noch ehe es überall geschlossen ist, erfährt es schon durch gröfseres Wachstum einzelner Strecken und geringeres Wachstum anderer eine Gliederung; durch zwei Einschnürungen an seinen Seitenwandungen zerfällt es in die drei primären Hirnblasen (Fig. 271 *P.*, *M.*, *R.*), die durch weite Öffnungen miteinander in Verbindung bleiben und als Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen (Prosencephalon, Mesencephalon, Rhombencephalon) bezeichnet werden. An ihnen treten bald weitere Veränderungen ein, am frühzeitigsten am Vorderhirnbläschen. Seine seitlichen Wandungen wachsen rascher und stülpen sich nach aufsen zu den beiden Augenblasen hervor (Fig. 269 *au*), die nach einiger Zeit sich von ihrem Mutterboden bis auf dünne, hohle Verbindungsstiele (Fig. 270 *au*) abzuschnüren beginnen. Die Stiele bleiben, da die Abschnürung hauptsächlich von oben nach unten erfolgt ist, mit

der Basis des Vorderhirnbläschens in Zusammenhang. Dann fängt auch die vordere Wand des Bläschens an, sich nach vorn auszubuchten und sich durch eine seitliche Furche, die von oben-hinten schräg nach unten-vorn verläuft, abzugrenzen (Fig. 270). Auf diese Weise wird das primäre Vorderhirnbläschen (Prosencephalon) noch in zwei weitere Abteilungen zerlegt: in die Anlagen für das Grofshirn (*gh*) (Telencephalon, Endhirn) und für das Zwischenhirn (*zh*) (Diencephalon, Thalamencephalon), mit dessen Basis die beiden Sehnerven verbunden bleiben.

Die Grofshirnanlage beginnt bald durch ein sehr rasches Wachstum alle übrigen Teile des Gehirns an Gröfse zu überflügeln. Dabei wird es noch in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. Es wächst nämlich von dem das Nervenrohr einhüllenden Bindegewebe ein Fortsatz: die spätere grofse Hirnsichel (Falx cerebri), in der Medianebene

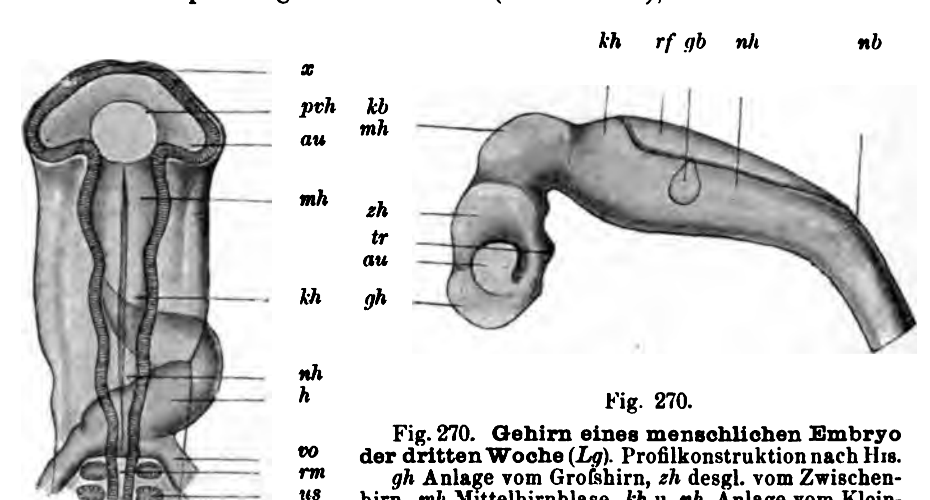


Fig. 269.

Fig. 270.

Fig. 270. **Gehirn eines menschlichen Embryo der dritten Woche** (*Lg*). Profilkonstruktion nach His. *gh* Anlage vom Grofshirn, *zh* desgl. vom Zwischenhirn, *mh* Mittelhirnblase, *kh* u. *nh* Anlage vom Kleinhirn und Nachhirn, *au* Augenblase, *gb* Gehörbläschen, *tr* Trichter (Infundibulum), *rf* Rautenfeld, *nb* Nackenbeuge, *kb* Kopfbeuge.

Fig. 269. **Kopf eines 58 Stunden hindurch bebrüteten Hühnchens in der Rückenlage bei durchfallendem Licht.** 40fach vergröfsert. Nach Mihalkovics.

x Vordere Wand des primären Vorderhirnbläschens, welche sich später zum Grofshirn ausstülpt, *pvh* primäres Vorderhirnbläschen, *au* Augenblase, *mh* Mittelhirnbläschen, *kh* Kleinhirnanlage, *nh* Nachhirn, *h* Herz, *vo* Vena omphalo-mesenterica, *rm* Rückenmark, *us* Ursegment.

von vorn und oben der Grofshirnanlage entgegen und stülpt ihre obere Wand nach abwärts tief ein. Die beiden so entstandenen, an der Basis verbundenen Hälften (Fig. 273 *hms*), welche eine mehr flache mediane und eine konvexe äufsere Fläche zeigen, heifsen die beiden Hemisphärenbläschen, da sie die Grundlage für die beiden Grofshirnhemisphären abgeben. Am dritten Hirnbläschen, welches auf frühen Embryonalstadien den längsten Abschnitt des ganzen Hirnrohrs darstellt und, allmählich sich verjüngend, in das Rückenmarksrohr übergeht, erfährt die obere Wand in grofser Ausdehnung eine erhebliche Verdünnung (Fig. 270 *rf*) mit Ausnahme eines kleinen Bezirks (*kh*) unmittelbar hinter der Einschnürung, durch welche es

vom Mittelhirnbläschen (Mesencephalon) (*mh*) abgegrenzt wird. Dadurch ist es möglich, auch hier schon die Anlagen für zwei später scharf gesonderte Hirnabschnitte zu unterscheiden: 1) die Anlage für das Kleinhirn (Metencephalon, Hinterhirn) (Fig. 270 *kh*), und 2) die Anlage für das verlängerte Mark (Myelencephalon, Nachhirn) *nh*.

Über die Sonderungen des embryonalen Hirnrohrs der Wirbeltiere in drei und darauf in fünf Abschnitte hat KUPFFER im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre zwei lehrreiche Schemata gegeben (Fig. 271 u. 272), an welchen man sich über die oben besprochenen Verhältnisse sowie über die gleich zu beschreibenden Krümmungen des Hirnrohrs noch weiter unterrichten möge.

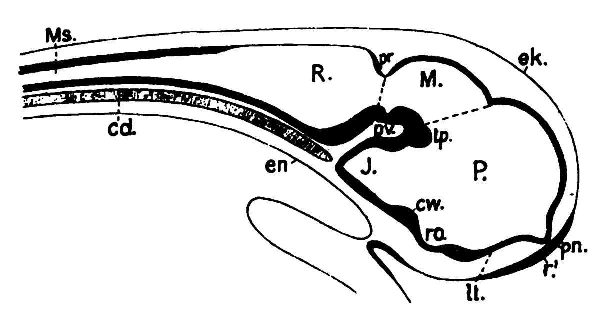


Fig. 271. Schema von der Dreigliederung des Nervenrohrs. Nach KUPFFER.
P. Prosencephalon, *M.* Mesencephalon, *R.* Rhombencephalon, *pn.* Processus neuroporicus, *lt.* Lamina terminalis, *ro.* Recessus opticus, *J.* Infundibulum, *tp.* Tuberculum posterius, *pv.* Plica encephali ventralis, *pr* Plica rhombo-mesencephalica, *Ms.* Medulla spinalis, *r.* unpaare Riechplacode.

Die einzelnen durch Einschnürung und Ausstülpung sowie durch ungleiche Verdickung der Wandungen hervorgerufenen Abschnitte des Hirnrohrs setzen sich in der Folgezeit noch schärfer voneinander ab, indem sie ihre Lage verändern. Anfangs lagern die durch die ersten Einschnürungen entstandenen drei Hirnbläschen in einer geraden Linie hintereinander (Fig. 128) über der Chorda dorsalis, welche aber nur bis zum vorderen Ende des Mittelhirnbläschens reicht, wo sie zugespitzt aufhört. Aber

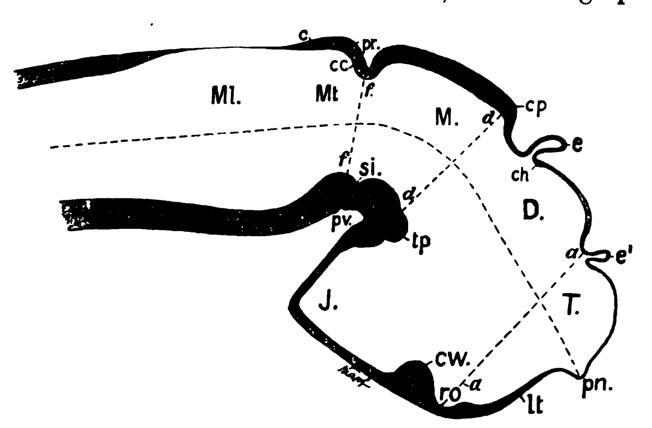


Fig. 272. Schema von dem fünfgliederigen Stadium des Nervenrohrs. Nach KUPFFER.
T. Telencephalon. *D.* Diencephalon, *M.* Mesencephalon, *Mt.* Metencephalon, *Ml.* Myelencephalon, *e'* Paraphysis, *e* Epiphysis, *c* Cerebellum, *si.* Sulcus intraencephalicus posterior, *ch* Commissura habenularis, *cp* Commissura posterior, *cc.* Commissura cerebellaris, *aa.* Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon, *dd.* Grenze zwischen Diencephalon und Mesencephalon, *ff.* Grenze zwischen Mesencephalon und Metencephalon. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 271.

schon von dem Augenblick an, wo sich die Augenblasen abzuschnüren beginnen, verstellen sie sich in der Weise, dafs die sie verbindende Längsachse starke, charakteristische Krümmungen erfährt, welche als Kopf-, Brücken- und Nackenbeuge unterschieden werden (Fig. 270 *kb*, *nb*, Fig. 272). Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie gleichfalls von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem stärkeren Längenwachstum zu suchen, durch welches sich das Hirnrohr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Teilen auszeichnet. Wie His durch Messungen festgestellt hat, nimmt die Gehirnanlage um mehr als das Doppelte an Länge zu, während das Rückenmark sich nur um den sechsten Teil seiner Länge vergröfsert.

Die Kopfbeuge (Fig. 270 *kb*, Fig. 271, 272) entwickelt sich am frühzeitigsten. Der Vorderhirnboden senkt sich ein wenig nach abwärts, um das vordere Ende der Chorda dorsalis (Fig. 177 *ch*) herum und bildet zuerst einen rechten, später sogar einen spitzen

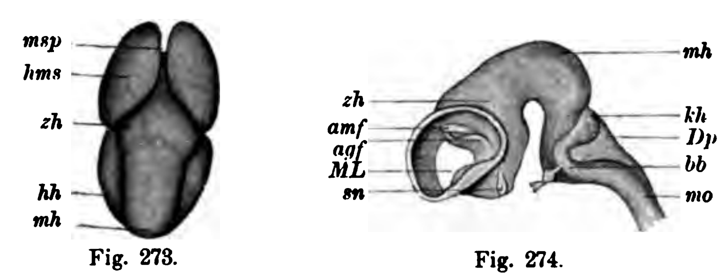


Fig. 273. Fig. 274.

Fig. 273. **Gehirn eines sieben Wochen alten menschlichen Embryo, vom Scheitel betrachtet.** Nach Mihalkovics.

msp Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlufsplatte sieht, *hms* linke Hemisphäre, *zh* Zwischenhirn, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinter und Nachhirn.

Fig. 274. **Gehirn eines 16 mm langen Kaninchen-Embryo in der linken Seitenansicht. Die äufsere Wand des linken Grofshirnmantels ist entfernt.** Nach Mihalkovics.

sn Sehnerv, *ML* Monrosches Loch, *agf* Adergeflechtsfalte, *amf* Ammonsfalte, *zh* Zwischenhirn, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge), *kh* Kleinhirn. *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata.

Winkel (Fig. 270 u. 283) mit dem dahinter gelegenen Teil der Hirnbasis. Infolgedessen kommt jetzt das Mittelhirnbläschen (Fig. 270 *mh*, 272 *M* u. 274 *mh*) am höchsten zu liegen und bildet den an der Oberfläche des Embryo weit hervorragenden Scheitelhöcker (Fig. 181 *s*). Weniger bedeutend ist die Nackenbeuge, welche sich an der Grenze zwischen Nachhirn und Rückenmark einstellt (Fig. 270 *nb*). Sie ruft auch eine nach aufsen hervortretende Krümmung, den sogenannten Nackenhöcker, bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere hervor (Fig. 161). Sehr hochgradig ist wieder die dritte Krümmung, welche von Kölliker als die Brückenbeuge (Fig. 274 *bb*) bezeichnet worden ist, weil sie in der Gegend der späteren Varolsbrücke entsteht. Sie unterscheidet sich auch von den beiden zuerst beschriebenen Krümmungen dadurch, dafs ihre Konvexität nicht nach dem Rücken des Embryo, sondern nach der ventralen Seite zu gerichtet ist. Sie bildet sich zwischen dem Boden der Kleinhirnanlage und des verlängerten Marks aus und stellt einen ventralwärts weit

hervorragenden Wulst dar, an welchem sich später die queren Fasern der Varolsbrücke anlegen.

Die Gröfse der Krümmungen ist bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere eine sehr verschiedene. So ist die Kopfbeuge bei niederen Wirbeltieren (Fischen, Amphibien) sehr wenig ausgesprochen, viel stärker dagegen bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren; namentlich aber sind beim Menschen, welcher das voluminöseste Gehirn besitzt, alle Krümmungen in sehr hohem Grade ausgeprägt.

Die drei Hirnblasen geben die Grundlage für eine naturgemäfse Einteilung des Gehirns ab; denn wie das Studium der weiteren Entwicklung lehrt, entstehen aus dem Nachhirnbläschen die Medulla oblongata, der Wurm, die Kleinhirnhemisphären und die Varolsbrücke; aus dem Mittelhirnbläschen die Hirnschenkel und Vierhügel; aus dem primären Vorderhirnbläschen endlich das Zwischenhirn mit dem Trichter, der Zirbel, den Sehhügeln sowie die beiden Grofshirnhemisphären.

Die Hohlräume des primären Hirnrohrs werden zu den Ventrikeln des Gehirns. Aus dem Hohlraume des dritten Bläschens leitet sich der vierte Ventrikel oder die Rautengrube ab, aus dem Hohlraume des Mittelhirnbläschens der Aquaeductus Sylvii, aus dem Hohlraume des Vorderhirnbläschens der dritte Ventrikel und die beiden Seitenventrikel, die auch als erster und zweiter Ventrikel bezeichnet werden.

Bei allen Umwandlungen des Hirnrohrs greifen histologische und morphologische Sonderungen auf das mannigfaltigste ineinander. In histologischer Hinsicht ist zu erwähnen, dafs ursprünglich die Wände der Bläschen in gleicher Weise wie das Medullarrohr aus dicht gedrängten, spindelförmigen Zellen bestehen, die sich nach und nach in zwei Richtungen differenzieren. An einigen Stellen behalten die Zellen ihren epithelialen Charakter bei und liefern: 1) an der Decke des Zwischen- und Nachhirns den epithelialen Überzug der Adergeflechte, 2) das die Ventrikel des Hirns auskleidende Ependym, 3) follikelartige Gebilde, wie die Zirbel (Fig. 280). Am gröfsten Teil der Wandung vermehren sich die Zellen in aufserordentlichem Mafse und wandeln sich zu kleineren und gröfseren Lagern von Ganglienzellen und Nervenfasern um. Die Verteilung der so entstehenden grauen und weifsen Substanz zeigt an den Hirnblasen nicht mehr das gleichförmige Verhalten wie am Rückenmark. Eine Übereinstimmung gibt sich nur darin kund, dafs sich in jedem Hirnteil graue Kerne finden, die, wie die vorderen und die hinteren grauen Rückenmarkssäulen, von einem Mantel weifser Substanz umhüllt werden. Dazu gesellen sich an den zwei zur gröfsten Entfaltung gelangten Gehirnteilen graue, ganglienzellenhaltige Schichten, die einen Überzug, die graue Rinde des Grofs- und Kleinhirns, liefern. Hierdurch wird an einzelnen Hirnpartien die weifse Substanz zum Markkern, die graue zur Rinde, ein Verhältnis, in welchem sich dem Aufbau des Rückenmarks gegenüber ein wichtiger Unterschied ausspricht.

Die morphologische Sonderung des Gehirns beruht auf dem sehr ungleichen Wachstum sowohl der einzelnen drei Blasen als auch verschiedener Strecken ihrer Wandung: z. B. bleiben hinter der übermächtigen Entfaltung der Hemisphärenbläschen, die zum Grofshirn werden, die übrigen

Abschnitte weit zurück und machen im Vergleich zu ihnen nur einen kleinen Bruchteil der gesamten Hirnmasse aus (Fig. 275 u. 277). Sie werden als Hirnstamm zusammengefafst, im Gegensatz zu den Hemisphärenbläschen, die, ins Grofshirn sich umbildend, gleichsam einen Mantel liefern, welcher die anderen Bläschen von oben und von der Seite ganz bedeckt und nur die Hirnbasis freiläfst.

Das ungleiche Wachstum der Hirnwandungen äufsert sich ferner in dem Auftreten verdickter und verdünnter Stellen, in der Ausbildung besonderer Nervenstränge (Pedunculi cerebri, cerebelli etc.), in der Ausbildung gröfserer und kleinerer Lager von Ganglienzellen (Thalamus opticus, Corpus striatum). Hierbei zeigt sich auch das im fünften Kapitel ausführlich besprochene Prinzip der Faltenbildung in eigenartiger Weise durchgeführt, und zwar an den Grofshirn- und Kleinhirnhemisphären mit Einschlufs des Wurms, also an den beiden Hirnteilen, die an ihrer Oberfläche mit grauer Rinde überzogen sind. Wie man aus einer grofsen Reihe von Erscheinungen schliefst, hängt die Leistungsfähigkeit des Grofs- und Kleinhirns mit der Ausdehnung der grauen Rinde und der in ihr regelmäfsig angeordneten Ganglienzellen zusammen. Hieraus erklärt sich die sehr bedeutende Oberflächenvergröfserung, welche am Grofs- und Kleinhirn des Menschen durch verschiedenartige Faltenbildung herbeigeführt wird. Am Grofshirn erheben sich vom Marklager der Hemisphären (Centrum semiovale) breite Leisten (Gyri), welche, in mäandrischen Windungen verlaufend, das charakteristische Relief der Oberfläche erzeugen (Fig. 289). Am Kleinhirn sind die zahlreichen, vom Markkern ausgehenden Leisten schmal, parallel zueinander angeordnet und mit kleineren Nebenleisten zweiter und dritter Ordnung besetzt, so dafs ihr Querschnitt baumförmige Figuren ergibt (Arbor vitae).



Fig. 275. **Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des fünften Monats.** Natürl. Gröfse. Nach Mihalkovics.
stl Stirnlappen, *schei.l* Scheitellappen, *hl* Hinterhauptslappen, *schl.l* Schläfenlappen, *Sy.g* Sylvische Grube, *rn* Riechnerv, *kh* Kleinhirn, *br* Brücke, *mob* Medulla oblongata.

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen die Umbildungen der drei Bläschen in das Auge fassen, so wollen wir an jedem, wie es Mihalkovics in seiner Monographie der Gehirnentwicklung durchgeführt hat, vier Abschnitte als Boden, Decke und Seitenteile unterscheiden und mit dem letzten Bläschen beginnen, da es sich in seinem Bau am meisten an das Rückenmark anschliefst. Behufs genauerer Abgrenzungen kann man noch aufserdem an den Seitenwandungen in derselben Weise wie am Rückenmark eine dorsale und eine ventrale Längszone (His, S. Minot) unterscheiden.

1. Umwandlung des primären Hinterhirnbläschens (Rhombencephalon).

Das Hinterhirnbläschen zeigt am Anfang seiner Entwicklung (beim Hühnchen am zweiten und dritten Tage) sehr regelmäfsige und recht charakteristische Einfaltungen seiner Seitenwandungen und wird durch sie vorübergehend in mehrere kleinere, hintereinander gelegene Abteilungen geschieden, in welchen manche Forscher eine Segmentierung des Hirnrohrs erblicken, die zum Austritt gewisser Hirnnerven in Beziehung stehe und für die Frage nach der Segmentierung des gesamten Kopfabschnittes wichtig sei. Auffallend ist allerdings die grofse Regelmäfsigkeit, mit welcher solche Falten, wie es scheint, auf einer bestimmten Periode der Hirnentwicklung in allen Klassen der Wirbeltiere gebildet werden. Schön ausgeprägt sind sie in Fig. 276, einem Frontalschnitt durch das Hinterhirnbläschen von einem Hühnerembryo, aber auch eines sehr jungen menschlichen Embryo (Fig. 306) zu sehen. Die nach dem vierten Ventrikel gekehrte innere Kontur der Hirnwand zeigt fünf Ausbuchtungen, die kleine Abschnitte einer Kreislinie darstellen und durch scharf vorspringende Kämme (*k*) gegeneinander abgesetzt sind. Der zwischen zwei Kämmen gelegene Abschnitt der Hirnwand wird jetzt gewöhnlich mit einem von Orr eingeführten Namen als Neuromer bezeichnet.

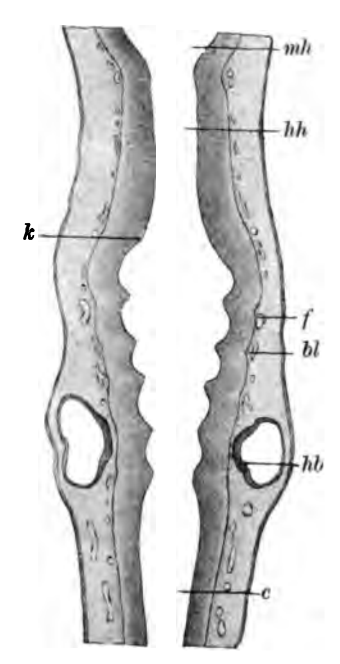


Fig. 276. **Frontalschnitt durch den hinteren Teil des Hirnrohrs eines jungen Hühner-Embryo.** *mh* Hohlraum des Mittelhirnbläschens, *hh* vorderer engerer Abschnitt der Höhlung des Hinterhirnbläschens, das in seinem dahinter gelegenen weiteren Abschnitt die Neuromerie zeigt, *k* Kante, durch welche ein Neuromer vom andern an der innern Oberfläche abgegrenzt wird, *f* Grenzfurche der Neuromeren an der Aufsenfläche und davon ausgehende helle Linie, *hb* Hörbläschen, *bl* Blutgefäfse, *c* Übergang des vierten Ventrikels in den Centralkanal des Rückenmarks.

An der äufseren Oberfläche sind die Neuromeren nur wenig gegeneinander abgegrenzt durch seichte Furchen (*f*) in der Gegend, wo sich nach innen die Kämme erheben. Auch in der Hirnwand selbst macht sich eine Abgrenzung bemerkbar in der Form von feinen, hellen Linien, die, von den äufseren Furchen ausgehend, sich oft bis in die Nähe der inneren Kanten verfolgen lassen und wohl dadurch hervorgerufen sind, dafs hier die ovalen, dicht gedrängten und überhaupt in jedem Segment regelmäfsig angeordneten Kerne fehlen. Die Segmentierung (Neuromerie) ist auf die Seitenwandungen beschränkt, an der Decke und dem Boden fehlt sie.

Aus dem primären Hinterhirnbläschen sondern sich im Laufe der Entwicklung das verlängerte Mark und das Kleinhirn mit der Brücke.

Das **verlängerte Mark** (Myelencephalon) (Fig. 272 *Ml*) entwickelt sich aus dem hinteren, längeren Abschnitt des Hinterhirnbläschens. Frühzeitig treten hier Boden und Seitenwandungen in einen Gegen-

satz zur Decke (Fig. 277 u. 278), denn sie verdicken sich beträchtlich durch Anbildung von Nervensubstanz und sondern sich (beim Menschen im dritten bis sechsten Monat) jederseits in äufserlich erkennbare, weil durch Furchen geschiedene Stränge, welche mit gewissen Modifikationen die Fortsetzung der bekannten drei Stränge des Rückenmarks sind. Die Decke des Bläschens (Fig. 270 *rf* u. 279 *Dp*) erzeugt dagegen keine Nervensubstanz, behält ihre epitheliale Struktur bei, verdünnt sich noch mehr und stellt beim Erwachsenen eine einfache Lage platter Zellen dar. Diese bildet den einfachen Verschlufs des von oben nach unten plattgedrückten Hohlraums des Nachhirnbläschens, des vierten Ventrikels oder der Rautengrube. Sie legt sich an die untere Fläche der weichen Hirnhaut fest an und erzeugt mit ihr das hintere Adergeflecht (Tela chorioidea inferior). Der Name Adergeflecht ist gewählt worden, weil die weiche Hirnhaut in dieser Gegend sehr blutgefäfsreich wird und mit zwei Reihen verästelter Zotten in den Hohlraum des Nachhirnbläschens hineinwuchert, immer die dünne Epitheldecke vor sich hertreibend und einfaltend. Seitlich geht die Deckplatte oder das Epithel des Adergeflechts in die zu Nervenmassen umgewandelten Teile der Hirnbläschen über. Der Übergang wird durch dünne Lamellen weifser Nervensubstanz vermittelt, welche den Rand der Rautengrube als Obex, Taenia, hinteres Marksegel und Flockenstiel umsäumen. Wenn man mit der weichen Hirnhaut auch das hintere Adergeflecht von dem verlängerten Mark abzieht, so wird natürlich die daran haftende Epitheldecke des vierten Ventrikels mit entfernt, und es entsteht der hintere Hirnschlitz älterer Autoren, durch welchen man in das Hohlraumsystem von Hirn und Rückenmark eindringen kann.

Fig. 277. **Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des fünften Monats in der Medianebene halbiert.** Ansicht der rechten Innenhälfte. Natürl. Gröfse. Nach Mihalkovics.

rn Riechnerv, *tr* Trichter des Zwischenhirns, *cma* Commissura anterior, *ML* Monroscbes Loch, *frx* Fornix, Gewölbe, *spt* Septum pellucidum, durchsichtige Scheidewand, *bal* Balken (Corpus callosum), welcher nach abwärts am Balkenknie in die embryonale Schlufsplatte übergeht, *cmg* Sulcus calloso-marginalis, *fo* Fissura occipitalis, *zw* Zwickel (Cuneus), *fc* Fissura calcarina, *z* Zirbel, *vh* Vierhügel, *kh* Kleinhirn.

Das **Kleinhirn** (Metencephalon) sondert sich aus dem kleineren vordersten Abschnitt des Hinterhirnbläschens (Fig. 270 *kh*, 272 *Mt*). Es erfahren hier die Seitenwandungen eine ganz aufserordentliche Verdickung; dabei rücken sie dorsal und ventral dicht zusammen und verdrängen die Boden- und die Deckplatte vollständig. Sie liefern so einen aus Nervenelementen gebildeten dicken Substanzring, welcher einen kleinen Hohlraum umschliefst, der zum vorderen Teil der Rautengrube wird (Fig. 278, 279). Das Kleinhirn entwickelt sich demnach (Schaper) aus einer bilateral symmetrischen Anlage. Der Boden des Substanzringes liefert die Brücke (Fig. 279 *bb*), deren Querfaserung

im vierten Monat deutlich wird. Namentlich aber wuchert die obere Hälfte des Ringes in ganz aufserordentlichem Mafse und verleiht dem Kleinhirn sein eigenartiges Gepräge. Zuerst stellt sie einen dicken, quergelagerten Wulst dar (Fig. 278, 279 *kh*), der nach hinten die verdünnte Decke des verlängerten Marks überragt. Im dritten Monat erhält der mittlere Teil des Wulstes durch Einsenkung der Gefäfshaut vier tiefe Querfurchen (Fig. 278) und setzt sich so als Wurm gegen die noch glatt erscheinenden Seitenteile (*kh*) ab. Diese eilen von jetzt ab im Wachstum dem Mittelteil voraus, wölben sich als zwei Halbkugeln zu beiden Seiten hervor und werden, indem sie vom vierten Monat an Querfurchen erhalten, zu den voluminösen Kleinhirnhemisphären. Wo Wurm und Hemisphären in die Deckenteile des verlängerten Marks und des Mittelhirnbläschens übergehen, wird nur wenig Nervensubstanz ausgebildet, und so entstehen dünne Markblättchen, welche

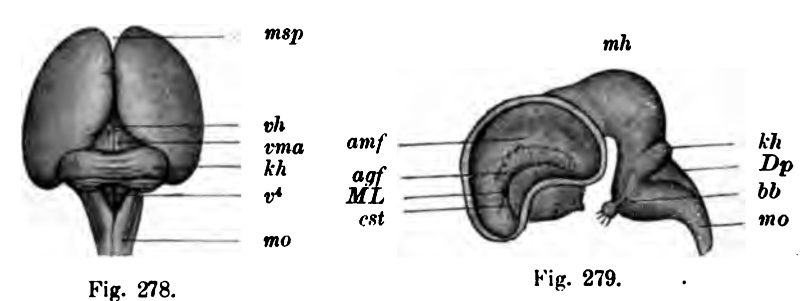


Fig. 278. Fig. 279.

Fig. 278. **Gehirn eines menschlichen Embryo aus der zweiten Hälfte des dritten Monats, von hinten betrachtet.** Natürl. Gröfse. Nach Mihalkovics.
msp Mantelspalte, *vh* Vierhügel, *vma* Velum medullare anterius, *kh* Kleinhirnhemisphären, v^4 vierter Ventrikel (Rautengrube), *mo* Medulla oblongata.

Fig. 279. **Gehirn eines 5 cm langen Rinds-Embryo in seitlicher Ansicht.** Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergröfserung 3/4. Nach Mihalkovics.
cst Streifenhügel, *ML* Monrosches Loch, *agf* Adergeflechtsfalte (Plexus chorioideus lateralis), *amf* Ammonsfalte, *kh* Kleinhirn, *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge).

einerseits zum hinteren Adergeflecht, andererseits zur Vierhügelplatte (*vh*) den Übergang vermitteln, das hintere und das vordere Marksegel.

2. Umwandlung des Mittelhirnbläschens (Mesencephalon).

Das Mittelhirnbläschen (Fig. 271, 272 *M*, 270 *mh*, 279 *mh*, 277, 278 *vh*) ist der konservativste Abschnitt des embryonalen Nervenrohrs, der sich am wenigsten verändert; es läfst beim Menschen nur einen kleinen Hirnteil aus sich hervorgehen. Seine Wandungen verdicken sich ziemlich gleichmäfsig um den Hohlraum, der eng und zur Sylvischen Wasserleitung wird. Der Boden mit der unteren Hälfte der Seitenwandung (Grundplatte von His) liefert die Hirnstiele und die Substantia perforata posterior. Die Deckplatte nebst der oberen Hälfte der Seitenwandungen (Flügelplatte von His) (Fig. 278 *vh*) wird zu den Vierhügeln; im dritten Monat erscheint eine Medianfurche und im fünften eine sie recht-

winklig kreuzende Querfurche. — Während am Beginn der Entwicklung das Mittelhirnbläschen (Fig. 270 u. 279 *mh*) infolge der Krümmungen des Nervenrohrs die höchste Stelle einnimmt und am Kopf den Scheitelhöcker (Fig. 181 *s*) hervorruft, wird es später von oben her von den anderen voluminöser werdenden Hirnteilen, wie Kleinhirn und Grofshirn, überwachsen und in die Tiefe an die Basis des Gehirns gedrängt. (Vgl. Fig. 270 *mh* mit Fig. 277 *vh*.)

3. Umwandlung des primären Vorderhirnbläschens (Prosencephalon).

Infolge von Metamorphosen, die schon früh einsetzen und auf S. 268 bereits ihre Darstellung gefunden haben, sondert sich das primäre Vorderhirnbläschen in die Augenblasen, deren Entwicklung in einem besonderen Abschnitt später verfolgt werden wird, und in die Anlagen für das Zwischenhirn und das Grofshirn.

Das **Zwischenhirn** (Diencephalon) (Fig. 272 *D*) entwickelt sich aus dem Abschnitt des Vorderhirnbläschens, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausgestülpt haben. Wie das Mittelhirnbläschen wird es nur zu einem verhältnismäfsig kleinen Hirnteil, geht aber eine Reihe interessanter Veränderungen ein, da zwei Anhänge von rätselhafter Bedeutung, die Zirbeldrüse oder Epiphyse und die Hypophyse, an ihm zur Entwicklung kommen. (Wegen der Paraphyse vergleiche man Hertwigs Lehrbuch d. Entwicklungsgesch., VII. Aufl. S. 467.)

Am Zwischenhirn wird ebenfalls eine beträchtliche Menge von Nervensubstanz nur an den Seitenwandungen gebildet, die sich dadurch zu den Sehhügeln mit ihren Ganglienlagern verdicken. Zwischen ihnen erhält sich der Hohlraum des Bläschens als enge, senkrechte Spalte, bekannt als dritter Ventrikel, er ist mit der Rautengrube durch die Sylvische Wasserleitung verbunden. Der Bodenteil bleibt dünn und wird frühzeitig nach unten ausgestülpt; er gewinnt so die Form eines kurzen Trichters (Infundibulum) (Fig. 272 *J*, 270 u. 277 *tr*), mit dessen Spitze sich die gleich näher zu beschreibende Hypophyse verbindet.

Die Decke zeigt in ihrer Umbildung (Fig. 277) mit dem entsprechenden Teile des Hinterhirnbläschens eine auffällige Übereinstimmung. Sie erhält sich als eine einfache, dünne Epithelschicht, verbindet sich mit der gefäfsreichen, weichen Hirnhaut, die wieder zottenförmige Wucherungen mit Gefäfsschlingen in den dritten Ventrikel hineinsendet, und stellt mit ihr zusammen das vordere Adergeflecht (Tela chorioidea anterior oder superior) dar. Wenn man beim Abziehen der weichen Hirnhaut auch das Adergeflecht entfernt, wird der dritte Ventrikel eröffnet; es entsteht der vordere grofse Hirnschlitz, durch welchen man, wie durch die gleichnamige Bildung am verlängerten Mark, in die Hohlräume des Gehirns eindringen kann. Die Übereinstimmung mit dem verlängerten Mark spricht sich noch in einem weiteren Punkte aus. Wie an diesem sich die Ränder der Deckplatte zu dünnen Markstreifen entwickeln, durch deren Vermittlung der Ansatz an der Seite der Rautengrube erfolgt, so befestigt sich auch hier das Epithel des Adergeflechts auf der Oberfläche der Sehhügel vermittelst dünner, aus markhaltigen Nervenfasern bestehender Streifen (Taeniae thalami optici).

Aus dem hintersten Teil der Deckplatte des Zwischenhirnbläschens nimmt endlich sehr frühzeitig, beim Menschen im Laufe des zweiten Monats, die Zirbeldrüse (Glandula pinealis s. Conarium) ihren Ursprung, ein eigentümliches Gebilde, das bei keinem Wirbeltiere, den Amphioxus lanceolatus ausgenommen, vermifst wird; am Übergang in die Decke des Mittelhirns (Lamina quadrigemina) entsteht eine Ausstülpung (Fig. 272 *e*, 277 *z*), welche die Form eines Handschuhfingers besitzt, der Processus pinealis oder Zirbelfortsatz, dessen Spitze anfänglich nach vorn, später nach hinten gerichtet ist. In seinen weiteren Umbildungen zeigen sich, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, nicht unerhebliche Verschiedenheiten. Bei den Vögeln und Säugetieren geht der Zirbelfortsatz Umwandlungen ein, welche ein Organ von drüsiger, follikulärer Struktur entstehen lassen. Bei den Vögeln treibt er an seiner Oberfläche in einem bestimmten Stadium in das umgebende, mit Blutgefäfsen reich versehene Bindegewebe mehrere Epithelstränge hinein, die sich weiter durch Sprossung vermehren und schliefslich in zahlreiche, kleine Follikel zerfallen (Fig. 280 *f*). Diese bestehen aus mehreren Lagen von Zellen, zu äufserst aus kleinen, rundlichen, zu innerst aus cylindrischen, flimmernden Zellen. Der Anfangsteil des Zirbelfortsatzes wird von der follikulären Umbildung nicht mit betroffen und erhält sich als eine trichterförmige Aussackung an der Decke des Zwischenhirns; mit seinem oberen Ende sind die einzelnen, vom Mutterboden abgeschnürten, follikulären Bläschen durch Bindegewebe verbunden. Bei den Säugetieren findet die Entwicklung in ähnlicher Weise wie beim Hühnchen statt; es entstehen auch Follikel, die zuerst eine kleine Höhlung einschliefsen, später aber solid werden. Sie sind dann ganz von kugeligen Zellen ausgefüllt, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit Lymphkörperchen besitzen. Beim Erwachsenen kommt es im Innern der einzelnen Follikel zur Abscheidung von Konkrementen, dem Hirnsand (Acervulus cerebri).

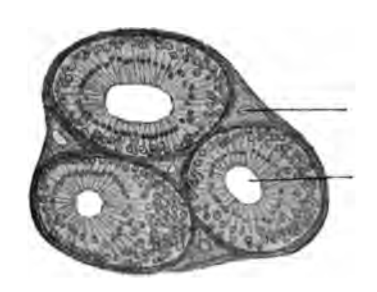


Fig. 280. Schnitt durch die Zirbel des Truthahns. 180fach vergröfsert. Nach Mihalkovics.
f Follikel der Zirbel mit ihren Höhlungen, *b* Bindegewebe mit Blutgefäfsen.

Zu einem aufserordentlich merkwürdigen Organ hat sich der Processus pinealis bei mehreren Arten von Reptilien entwickelt; schon bei seiner ersten Anlage ist er zu einem Schlauch von bedeutender Länge (Fig. 281) ausgewachsen, welcher durch eine im Scheitelbein (*schb*) gelegene Öffnung, dem Foramen parietale, durch die Schädeldecke nach aufsen tritt und sich mit seinem blasenartig erweiterten Ende (*bl*) weitab vom Zwischenhirn unter die Epidermis einbettet. Hier läfst sich seine Lage am Kopf des lebenden Tieres leicht daran erkennen, dafs die Hornschuppen (*x*) eine besondere Form zeigen und vor allen Dingen pigmentfrei und durchsichtig sind. — Bei den meisten Reptilien bleibt die Zirbel ein kleines, von flimmernden Cylinderzellen ausgekleidetes Bläschen, das durch einen langen, hohlen Stiel mit der Decke des Zwischenhirns verbunden ist; in anderen

Fällen aber, bei **Hatteria**, Monitor, bei der Blindschleiche und der Eidechse, geht der blasenartige Endteil der Zirbel eine auffallende Umbildung ein, durch welche er mit dem Auge mancher wirbellosen Tiere eine gewisse Ähnlichkeit erhält. Bei Hatteria (Fig. 282) z. B. ist derjenige Abschnitt der Blasenwand, welcher der Körperoberfläche am nächsten liegt, zu einem linsenartigen Körper (*l*), der gegenüber befindliche, in den faserigen Strang (*st*) übergehende Wandteil dagegen zu einer retinaähnlichen Bildung (*r*) umgestaltet worden. Die Linse (*l*) ist dadurch entstanden, dafs sich an der vorderen Wand der Blase die Epithelzellen zu Cylinderzellen und einkernigen Fasern verlängert und dabei einen mit konvexer Fläche in die Höhle der Blase vorspringenden Hügel hervorgerufen haben. Am hinteren Abschnitt

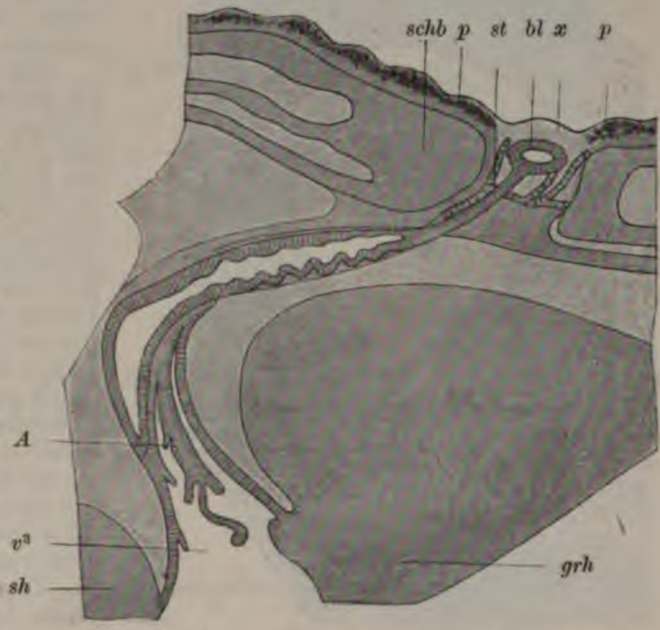


Fig. 281. **Schematischer Längsschnitt durch das Gehirn von Chamaeleo vulgaris mit der Zirbel, die in drei Abschnitte, einen blasenartigen, strangartigen und schlauchartigen, gesondert ist.** Nach Baldwin Spencer.

schb Scheitelbein mit dem Foramen parietale, *p* Pigment der Haut, *st* strangartiger, mittlerer Abschnitt der Zirbel, *bl* blasenartiger Endabschnitt der Zirbel, *x* durchsichtige Stelle der Haut, *grh* Grofshirn, *sh* Sehhügel, v^3 dritter Ventrikel, der sich nach oben in den schlauchartigen Anfangsteil (*A*) der Zirbel fortsetzt.

sind die Epithelzellen in verschiedene Schichten gesondert, von denen sich die innerste durch reichlichen Gehalt an Pigment auszeichnet. Zwischen die pigmentierten Zellen sind andere eingebettet, die sich den Stäbchen der Sehzellen des paarigen Auges bei Wirbeltieren vergleichen lassen und nach abwärts mit Nervenfasern in Zusammenhang zu stehen scheinen.

Viele Forscher sind der Ansicht, dafs wir die Zirbel in diesen Fällen als ein unpaares Parietalauge bezeichnen müssen. Denn dafs das Organ für die Wahrnehmung von Licht eingerichtet ist, erscheint nicht unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, dafs an der Stelle des Schädels, wo das Foramen parietale liegt, infolge der Durchsichtigkeit der Hornschüppchen Lichtstrahlen durch die Haut hindurchzudringen vermögen. Auch spricht hierfür die Anwesenheit des linsenförmigen Körpers und des

Pigments. Ob aber das Organ zum Sehen dient, oder nur dazu, Wärmeeindrücke zu vermitteln, ob es also mehr ein **Wärmeorgan** als ein Auge ist, mufs augenblicklich wohl dahingestellt bleiben. Noch mehr aber ist es eine offene Frage, ob das Wärmeorgan eine Bildung ist, die sich als eine besondere Einrichtung nur an dem Zirbelfortsatz einiger Reptilien, wie z. B. das Hörbläschen am Schwanz von Mysis, einer Crustacee, entwickelt hat, oder ob es eine ursprünglich allen Wirbeltieren gemeinsame Einrichtung darstellt. In diesem Falle müfsten weit verbreitete Rückbildungsprozesse angenommen werden. Denn bis jetzt ist in den höheren Wirbeltierklassen etwas Ähnliches, wie bei den Reptilien, nicht aufgefunden worden.

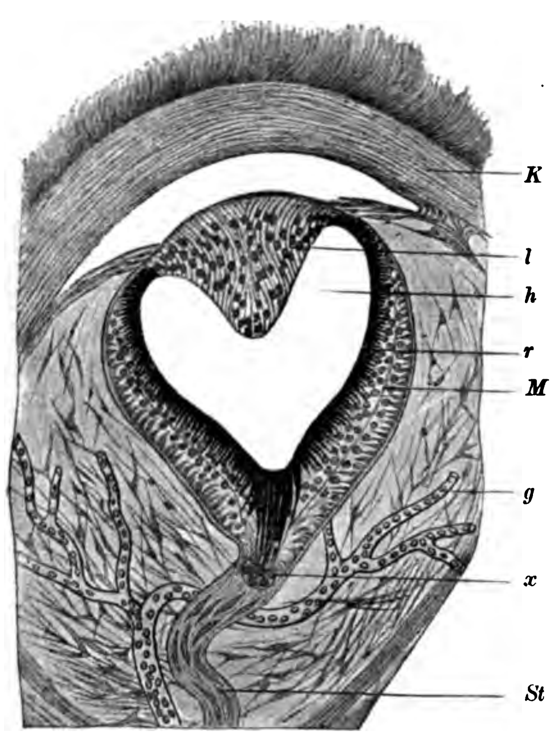


Fig. 282. **Längsschnitt durch die Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von Hatteria punctata.** Schwach vergröfsert. Nach Baldwin Spencer. Der vordere Teil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus.

K bindegewebige Kapsel, *l* Linse, *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges, *r* retinaähnlicher Teil der Augenblase, *M* Molekularschicht der Retina, *g* Blutgefäfse, *x* Zellen im Stiel des Pinealauges, *St* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealauges.

Ein ebenso merkwürdiges Organ, wie die **Zirbel** an der Decke des Zwischenhirns, ist der **Hirnanhang** oder die **Hypophysis**, welche mit dem Boden des Zwischenhirns und zwar mit der Spitze seines Trichterfortsatzes verbunden ist. Die **Hypophyse** hat einen doppelten Ursprung, welcher sich später auch noch in ihrem ganzen Aufbau zu erkennen gibt, da sie sich aus einem gröfseren, vorderen und aus einem kleineren hinteren Lappen zusammensetzt, die beide in ihren histologischen Eigenschaften grundverschieden sind. Um ihre erste Anlage zu beobachten, ist es notwendig, auf ein sehr frühes Stadium (Fig. 177) zurückzugehen, in welchem die Mundbucht eben erst entstanden und durch die Rachenhaut (*rh*) von der Kopfdarmhöhle noch getrennt ist. In dieser Zeit ist an den Hirnbläschen bereits die Kopfkrümmung eingetreten, die Chorda dorsalis (*ch*) endet mit ihrer vorderen Spitze unmittelbar an dem Ansatz der Rachenhaut. Vor ihr liegt nun die wichtige Stelle, an welcher sich der Hirnanhang entwickelt, als ein Produkt des äufseren Keimblattes und nicht, wie früher immer angegeben wurde, als ein Erzeugnis der Kopfdarmhöhle.

Die ersten einleitenden Schritte zur Bildung der Hypophyse geschehen bald nach dem Durchreifsen der Rachenhaut (Fig. 283 u. 284 *hy*), von welcher noch einige unbedeutende Reste an der Schädelbasis als die sogenannten primitiven Gaumensegel vorübergehend erhalten bleiben. Nach vorn von diesen entwickelt sich nun (beim Hühnchen am vierten Tage der Bebrütung, beim Menschen in der vierten Woche, HIS) eine kleine Ausstülpung, die der Basis des

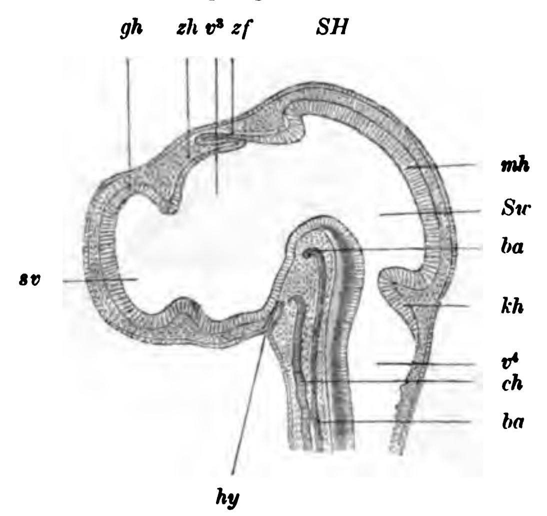


Fig. 283. **Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 4½ Tag bebrüteten Hühnchens.** Nach MIHALKOVICS.

SH Scheitelhöcker; *sv* Seitenventrikel; *v³* dritter Ventrikel; *v⁴* vierter Ventrikel; *Sw* Sylvische Wasserleitung; *gh* Grofshirnbläschen; *zh* Zwischenhirn; *mh* Mittelhirn; *kh* Kleinhirn; *zf* Zirbelfortsatz; *hy* Hypophysentasche (RATHKEsche Tasche), *ch* Chorda; *ba* Basilararterie.

Zwischenhirns (*tr*) entgegenwächst, die RATHKEsche Tasche oder die Hypophysentasche (*hy*). Sie vertieft sich darauf, beginnt sich von ihrem Mutterboden abzuschnüren und in ein Säckchen umzugestalten, dessen Wand aus mehreren Lagen von Cylinderzellen zusammengesetzt ist (Fig. 285). Das Hypophysensäckchen (*hy*) bleibt noch längere Zeit mit der Mundhöhle durch einen engen Gang (*hyg*) in Verbindung. Auf späteren Stadien aber wird die Verbindung bei den höheren Wirbeltieren gelöst, indem das embryonale Bindegewebe, welches die Grundlage für die Entwicklung des Kopfskeletts hergibt, sich verdickt und das Säckchen von der Mundhöhle weiter abdrängt (Fig. 285 u. 286). Wenn dann in dem Bindegewebe der Verknorpelungsprozefs erfolgt, durch welchen die knorpelige Schädelbasis (*schb*) angelegt wird, kommt das Hypophysensäckchen (*hy*) nach oben von ihr an die untere Fläche des Zwischenhirns (*tr*) zu liegen. Damit ist

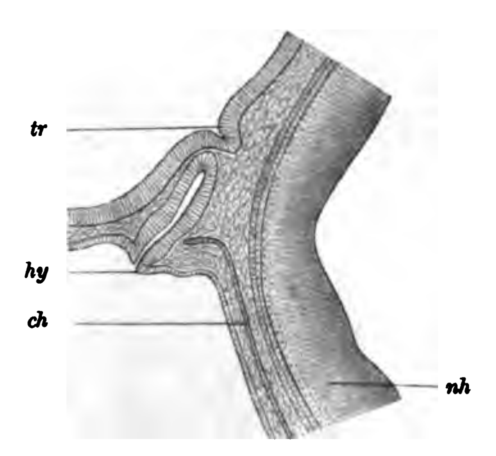


Fig. 284. **Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 12 mm langen Kaninchen-Embryo.** 50fach vergröfsert. Nach MIHALKOVICS.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *nh* Boden des Nachhirns, *ch* Chorda, *hy* Hypophysentasche.

auch der Zeitpunkt gekommen, in welchem der Hypophysengang (*hyg*), der mittlerweile sein Lumen verloren hat, zu schrumpfen und sich rückzubilden beginnt (Fig. 285, 286); bei vielen Wirbeltieren indessen, wie bei den Selachiern, erhält er sich zeitlebens und stellt einen hohlen Kanal dar, der die knorpelige Schädelbasis durchbohrt und sich mit dem Epithel der Mundschleimhaut verbindet. In aufserordentlich seltenen Fällen findet sich auch beim Menschen ein Kanal im Keilbeinkörper erhalten, der von der Sattelgrube zur Schädelbasis führt und eine Verlängerung der Hypophyse aufnimmt (SUCHANNECK). Dem Hypophysensäckchen ist frühzeitig vom Zwischenhirn (Fig. 284 bis 286) her eine Ausstülpung, der Trichter (*tr*) genannt, entgegengewachsen und hat sich seiner hinteren Wand angelegt und sie nach der vorderen, entgegengesetzten Wand zu eingestülpt.

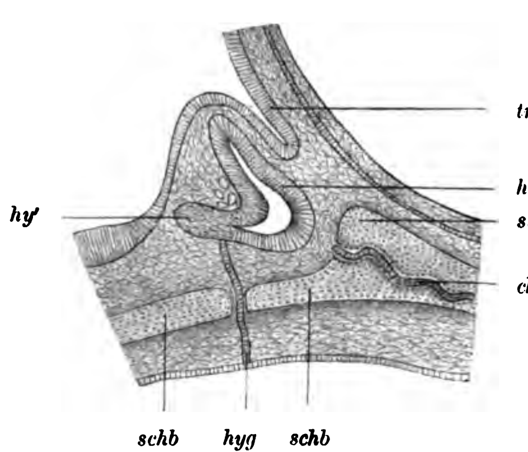


Fig. 285. **Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 20 mm langen Kaninchen-Embryo.** 55fach vergröfsert. Nach MIHALKOVICS.
tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *hy* Hypophysis, *hy'* Teil der Hypophysis, an welchem die Bildung der Drüsenschläuche beginnt, *hyg* **Hypophysengang**, *schb* Schädelbasis, *ch* Chorda, *sl* **Sattellehne.**

An dieses erste Stadium schliefst sich dann das zweite an, in welchem sich das Säckchen und das anliegende Trichterende zu den beiden, oben erwähnten Lappen des fertigen Organes umbilden. Das Säckchen beginnt (beim Menschen in der zweiten Hälfte des zweiten Monats, HIS) an seiner Oberfläche hohle Schläuche zu treiben. Die Hypophysenschläuche (Fig. 285, 286 *hy'*) lösen sich dann von der Säckchenwandung ab, indem sie ringsum von blutgefäfsreichem Bindegewebe eingeschlossen werden.

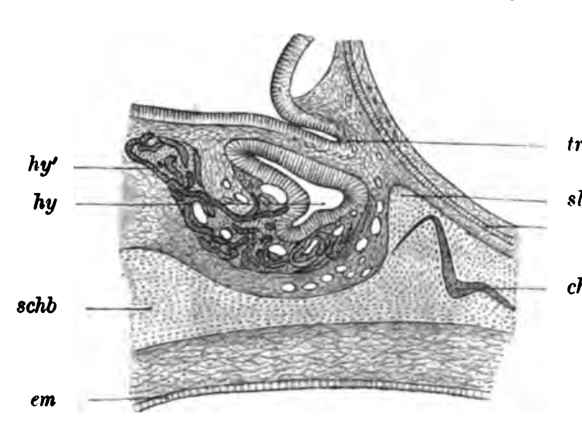


Fig. 286. **Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 30 mm langen Kaninchen-Embryo.** 40fach vergröfsert. Nach MIHALKOVICS.
tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *hy* ursprünglicher, taschenartiger Teil der Hypophysis, *hy'* die aus der Hypophysentasche hervorgesprofsten Drüsenschläuche, *sl* Sattellehne, *ch* Chorda, *schb* knorpelige Schädelbasis, *em* Epithel der Mundhöhle.

So gleicht der Entwicklungsgang im grofsen und ganzen dem der Schilddrüse, nur dafs hier die Stelle der kugeligen Follikel durch schlauchartige Bildungen ersetzt wird. Das drüsenförmige, lappige Gebilde legt sich hierauf dem unteren Ende des Trichters innig an, mit welchem es durch Bindegewebe verbunden wird. Das Trichterende selbst gestaltet sich bei niederen Wirbeltieren zu einem kleinen Hirnlappen um, in welchem sich auch Ganglienzellen und Nervenfasern nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbeltieren dagegen ist keine Spur von solchen Gewebsteilen im hinteren Lappen der Hypophyse aufzufinden; vielmehr besteht er hier aus dicht nebeneinander gelagerten, spindeligen Zellen, wodurch er eine grofse Ähnlichkeit mit einem Spindelzellensarkom gewinnt.

Die **Grofshirn-Anlage** (Telencephalon) (Fig. 272 *T*) erfährt die bedeutendsten Veränderungen, deren Verständnis zum Teil mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Schon bald nach ihrer ersten Absonderung vom primären Vorderhirnbläschen (siehe S. 269) (Fig. 273) zerfällt sie in eine linke und eine rechte Abteilung dadurch, dafs von vorn und von oben her ihre Wandung durch einen senkrechten Fortsatz der bindegewebigen Umhüllung des Gehirns, durch die primitive Sichel, nach unten eingestülpt wird. Die beiden Abteilungen oder die Hemisphärenbläschen (*hms*) stofsen mit ihren medialen Flächen dicht aneinander, nur getrennt durch die von der Sichel ausgefüllte, schmale Mantelspalte (*msp*); sie platten sich gegenseitig ab, während ihre seitlichen und unteren Flächen konvex sind. Plane und konvexe Fläche gehen an der scharfen Mantelkante ineinander über. Die Hemisphärenblasen haben zuerst dünne, von mehreren Lagen spindeliger Zellen gebildete Wandungen (Fig. 287 *1*) und schliefsen weite Hohlräume, die Seitenventrikel, ein, die sich aus dem Centralkanal des Nervenrohrs herleiten und in den ersten Monaten durch eine weite Öffnung, das primitive Monrosche Loch (Fig. 274 *ML* u. 288 *ML*), jederseits mit dem dritten Ventrikel in Verbindung stehen.



Fig. 287. **Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Gröfse.** Nach Kölliker.

1. Von oben mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirn. *2.* Dasselbe von unten. *f* vorderer Teil des abgeschnittenen Randbogens des Grofshirns, *f'* hinterer Teil des Randbogens (Ammonshorn), *tho* Sehhügel. *cst* Streifenhügel, *to* Tractus opticus, *cm* Corpora mammillaria, *p* Varolsbrücke.

Vor dem Monroschen Loch liegt der Teil der Wandung des Grofshirnbläschens, welcher durch die Entstehung der Mantelspalte nach innen eingestülpt worden ist; er vermittelt einerseits die vordere Verbindung der beiden Hemisphärenbläschen, andererseits schliefst er den dritten Ventrikel nach vorn ab und heifst daher die vordere Verschlufsplatte (Lamina terminalis). Nach abwärts geht diese in die vordere Wand vom Trichter des Zwischenhirns über.

In der weiteren Entwicklung jedes Hemisphärenbläschens greifen vier Prozesse ineinander: 1) ein aufserordentliches Wachstum und eine dadurch herbeigeführte, nach allen Richtungen erfolgende Ver-

gröfserung, 2) eine Einfaltung der Blasenwand, so dafs äufserlich tiefe Spalten (die Totalfurchen oder Fissuren) und im Innern der Blase Vorsprünge in die Seitenventrikel zustande kommen, 3) die Entstehung eines Commissurensystems, durch welches rechte und linke Hemisphäre in engere Verbindung gebracht werden (Balken und Gewölbe), 4) die Bildung von Furchen, welche mehr oder minder weit von aufsen in die Grofshirnrinde einschneiden, aber keine entsprechenden Hervorragungen an der Innenwand der Ventrikel veranlassen.

Was das embryonale Wachstum der Hemisphärenbläschen im allgemeinen anlangt, so macht es sich besonders in einer Vergröfserung nach rückwärts geltend. Im dritten Monat überlagert der hintere Lappen den Sehhügel (Fig. 278), im fünften Monat beginnt er sich über die Vierhügel auszudehnen (Fig. 277), die er im sechsten Monat ganz zudeckt. Von hier schiebt er sich über das Kleinhirn herüber (Fig. 289).

Eine gröfsere Gliederung erfahren die Hemisphärenblasen durch Einfaltungen ihrer dünnen, einen weiten Hohlraum einschliefsenden Wandungen (beim Menschen im Laufe des zweiten und dritten Monats). Dadurch entstehen auf der Aufsenfläche tiefe Furchen, welche gröfsere Bezirke voneinander abgrenzen, die Totalfurchen oder Fissuren (HIS). Den an der Oberfläche sichtbaren Furchen entsprechen mehr oder minder bedeutende Vorsprünge an der Innenfläche der Seitenventrikel, welche dadurch eingeengt und verkleinert werden. Die Totalfurchen der Grofshirnhemisphären sind die SYLVIsche Grube (Fossa Sylvii), die Bogen- oder Ammonsfurche (Fissura hippocampi), die Fissura chorioidea, die Fissura calcarina und die Fissura parieto-occipitalis. Die durch sie bedingten Vorsprünge heifsen der Streifenhügel (Corpus striatum), Gewölbe (Fornix) und Ammonshorn (Pes hippocampi), Tela chorioidea, die Vogelklaue (Calcar avis). Ein Vorsprung, welcher beim Embryo der Fissura parieto-occipitalis entspricht, wird beim Erwachsenen durch eine bedeutendere Verdickung der Hirnwandung wieder ausgeglichen, so dafs keine bleibende Bildung aus ihm hervorgeht.

Am frühzeitigsten legt sich die SYLVIsche Grube an (Fig. 275 *Sy.g*). Sie erscheint als ein flacher Eindruck an der konvexen äufseren Fläche, etwa in der Mitte der unteren Kante jeder Hemisphäre. Der hierdurch in die Tiefe gerückte Wandteil verdickt sich bedeutend (Fig. 279 u. 287 *cst*) und bildet einen am Boden des Grofshirns jederseits nach innen vorspringenden Hügel (das Corpus striatum), in welchem mehrere Kerne grauer Substanz (der Nucleus caudatus, N. lentiformis und das Claustrum) zur Entwicklung kommen. Da der Hügel an der Basis des Hirns liegt und die unmittelbare Fortsetzung der Sehhügel nach vorn und nach der Seite zu bildet, wird er noch mit zum Hirnstamm hinzugerechnet und als Stammteil der Grofshirnhemisphären dem übrigen als dem Mantelteil entgegengestellt. Die äufsere Oberfläche des Stammteils, welche eine Zeitlang beim Embryo, so lange die SYLVIsche Grube noch flach ist, von aufsen zu sehen ist (Fig. 275 *Sy.g*), dann aber bei fortschreitender Vertiefung der Grube von deren Rändern ganz umwachsen und verdeckt wird, erhält später mehrere Rindenfurchen und wird zur REILschen Insel (Insula Reilii) oder dem Stammlappen.

Um die Insel breitet sich, gleichsam wie um einen festen Punkt, der Mantelteil bei seiner Vergröfserung aus und umgibt sie in

Form eines nach unten geöffneten Halbrings (Fig. 275); er hat deshalb auch den Namen des Ringlappens erhalten. An ihm lassen sich jetzt auch schon recht gut die allerdings noch nicht scharf abgegrenzten Bezirke der vier Hauptlappen unterscheiden, in welche man später die konvexe Oberfläche jeder Hemisphäre einteilt. Das nach vorn gerichtete und über der SYLVIschen Grube (*Sy.g*) gelegene Ende des Halbrings ist der Stirnlappen (*st.l*) (Lobus frontalis), das entgegengesetzte, die Grube von unten und hinten umfassende Ende ist der Schläfenlappen (*sch.l*), die nach oben gerichtete Übergangsstelle beider ist der Scheitellappen (*schei.l*). Ein Höcker, der sich vom Ringlappen aus nach hinten entwickelt, wird zum Hinterhauptslappen (*h.l*).

Der äufseren Form jeder Hemisphäre entsprechend, hat sich auch der Seitenventrikel verändert (Fig. 279). Auch er stellt einen Halbring dar, welcher den Streifenkörper (*c.st*), den durch die SYLVIsche Grube nach innen gedrängten Wandteil der Blase, von oben umfafst. Später, wenn die einzelnen Lappen der Hemisphären schärfer voneinander gesondert sind, erfährt auch der Seitenventrikel eine den Lappen entsprechende Gliederung. An seinen beiden Enden weitet er sich ein wenig kolbenartig aus, nach vorn zu dem im Stirnlappen gelegenen Vorderhorn, nach hinten und unten zum Unterhorn, welches zum Schläfenlappen gehört. Vom Halbring entwickelt sich endlich noch nach rückwärts eine kleine Ausstülpung, die in den Hinterhauptslappen eindringt, das Hinterhorn. Die zwischen den Hörnern befindliche Strecke verengt sich und wird zur Cella media.

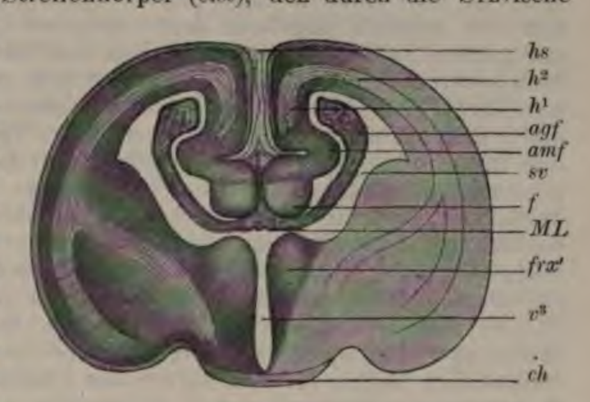


Fig. 288. **Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Kaninchen-Embryo.** Vergr. 9/1. Nach MIHALKOVICS. Der Schnitt geht durch die MONROschen Löcher.

hs grofse Hirnsichel, welche die Mantelspalten ausfüllt, *h*¹, *h*² plane Innenwand, konvexe Aufsenwand der Grofshirnhemisphäre, *agf* Adergeflechtsfalte, *amf* Ammonsfalte, *f* Gewölbe (Fornix), *sv* Seitenventrikel, *ML* MONROsches Loch, *v*³ dritter Ventrikel, *ch* Chiasma (Sehnervenkreuzung), *frx'* absteigende Wurzel des Gewölbes.

Die aufser der SYLVIschen Grube bereits oben aufgezählten Totalfurchen kommen alle an der planen Fläche der Hemisphärenblase zur Entwicklung. Sehr frühzeitig (beim Menschen in der fünften Woche, HIS) entstehen an ihr zwei mit der Mantelkante beinahe parallel verlaufende Furchen, die Ammonsfurche oder Bogenfurche und die Adergeflechtsfurche (Fissura hippocampi und Fissura chorioidea); beide schliefsen sich in ihrem Verlauf dem Ringlappen auf das genaueste an und umfassen gleich ihm von oben her halbmondförmig den Stammteil des Grofshirns, den Streifenhügel. Sie beginnen am MONROschen Loch und reichen von da bis zur Spitze des Schläfenlappens. Sie umgrenzen einen Bezirk, der an der medianen Oberfläche der Hemisphäre als ein Wulst hervortritt, als Randbogen

bezeichnet wird und bei der Entwicklung des Commissurensystems eine Rolle spielt. Die durch die Fissuren bedingten Einstülpungen der medianen Ventrikelwand, die Ammonsfalte und die seitliche Adergeflechtsfalte erkennt man am besten, wenn man bei einem Embryo die seitliche Hemisphärenwand abträgt und so die mediale Fläche des noch aufserordentlich weiten, ringförmig gestalteten Seitenventrikels überschauen kann (Fig. 279). Man sieht dann die Höhle zum Teil ausgefüllt durch eine rötliche, gekräuselte Falte (*agf*), welche, halbmondförmig gekrümmt, von oben her dem Streifenhügel (*c.st*) aufliegt. Im Bereich der Falte erfährt die Hirnwand ähnliche Veränderungen (Fig. 288 *agf*), wie an der Decke des verlängerten Marks und des Zwischenhirnbläschens. Sie verdünnt sich, anstatt sich zu verdicken und Nervensubstanz zu entwickeln, und geht in eine einfache Lage platter Epithelzellen über, welche sich mit der weichen Hirnhaut fest verbinden. Diese wird dann längs der ganzen Falte sehr blutgefäfsreich und wuchert mit Zotten in den Seitenventrikel hinein, das Epithel vor sich ausstülpend. So entsteht das seitliche Adergeflecht (Plexus chorioideus lateralis) (Fig. 288 *agf*), das später beim Erwachsenen einen Teil der Cella media und des Unterhorns ausfüllt. Am MONROschen Loche (Fig. 279 *ML*) beginnend, hängt es hier mit dem vorderen, unpaaren Adergeflecht zusammen, welches sich an der Decke des Zwischenhirnbläschens entwickelt hat. Wenn man aus der Adergeflechtsfurche die weiche, blutgefäfsreiche Hirnhaut herauszieht, zerstört man gleichzeitig die zu einem Epithel verdünnte Hirnwand und erzeugt an der medialen Fläche der Hemisphäre die seitliche Hirn- oder die grofse Hemisphärenspalte (Fissura cerebri transversa), welche vom MONROschen Loche bis zur Spitze des Schläfenlappens reicht und in den Seitenventrikel von aufsen hineinführt.

Parallel zum Adergeflecht und in geringer Entfernung von ihm sieht man bei der oben angegebenen Präparationsweise die Ammonsfalte, welche (Fig. 279 und 288 *amf*) beim ausgebildeten Gehirn das Ammonshorn (Cornu Ammonis oder Pes hippocampi) liefert.

Da sich der Hinterhauptslappen mit seiner Höhle als eine Ausstülpung des Ringlappens anlegt, so wird auch die ihm angehörende Fissura calcarina etwas später entwickelt als die Bogenfurche (Fig. 277 *fc*). Sie erscheint als eine Zweigfurche der letzteren am Ende des dritten Monats und verläuft in horizontaler Richtung bis nahe zur Spitze des Hinterhauptslappens. Sie stülpt seine mediale Wand ein und erzeugt die Vogelklaue (Calcar avis), welche in derselben Weise, wie das Ammonshorn das Unterhorn, so das Hinterhorn einengt. Am Anfang des vierten Monats gesellt sich dann noch zu ihr die Fissura occipitalis (Fig. 277 *fo*). Sie steigt vom vorderen Anfang der Fissura calcarina in vertikaler Richtung zur Mantelkante empor und grenzt Hinterhaupts- und Scheitellappen scharf voneinander ab.

Ein dritter Faktor von grofser Bedeutung in der Entwicklung des Grofshirns ist die Bildung eines Commissurensystems, welches sich zu der ursprünglich nur durch die embryonale Schlufsplatte hergestellten Verbindung beider Hemisphärenblasen noch hinzugesellt. Diejenigen Forscher, welche sich mit diesen schwierigen Verhältnissen beschäftigt haben, geben an, dafs im dritten embryonalen Monat Verwachsungen zwischen den einander zugekehrten

medialen Wänden der Hemisphären erfolgen. Die Verschmelzung beginnt vor dem MONROschen Loch innerhalb eines dreiseitigen Gebietes. Indem sie hier nur in der Peripherie erfolgt, in der Mitte aber unterbleibt, entstehen drei Hirnteile des Erwachsenen, nach vorn das Balkenknie, nach hinten die Säulen des Gewölbes und zwischen ihnen das Septum pellucidum mit seinem Ventrikel, in dessen Bereich die aneinander grenzenden, hier stark verdünnten Hemisphärenwände voneinander getrennt geblieben sind. Der Ventriculus septi pellucidi darf mit den übrigen Hohlräumen des Gehirns nicht auf eine Stufe gestellt werden; denn während diese auf den Centralkanal des embryonalen Nervenrohrs zurückzuführen sind, ist jener eine Neubildung, entstanden durch Abkapselung eines Teils der aufserhalb des Gehirns zwischen den beiden Hemisphärenblasen gelegenen Mantelspalte.

Eine weitere Vergröfserung des Commissurensystems vollzieht sich im fünften und sechsten Monat. Die Verwachsung schreitet jetzt von vorn nach hinten weiter fort und ergreift das Gebiet der Hemisphäreninnenwand, welches, zwischen Bogenfurche und seitlicher Adergeflechtsfurche gelegen, schon als Randbogen beschrieben wurde. Durch Verschmelzung des vorderen Abschnittes der beiderseitigen Randbögen, welche bis zur hinteren Grenze des Zwischenhirns erfolgt, entstehen Balkenkörper und Balkenwulst, sowie das unter ihnen gelegene Gewölbe. Die den Balken von oben her begrenzende Furche (Sulcus corporis callosi) ist daher der vordere Abschnitt der Bogenfurche, während der hintere Abschnitt am Schläfenlappen später als Ammonsspalte (Fissura hippocampi) bezeichnet wird.

Seiner Vollendung wird der Aufbau des Grofshirns endlich entgegengeführt durch das Auftreten zahlreicher Rindenfurchen. Diese nehmen den schon beschriebenen Totalfurchen gegenüber eine besondere Stellung ein, weil sie, nur auf die Hirnoberfläche beschränkt, auf der Ventrikelinnenfläche keine entsprechenden Hervorragungen veranlassen. Ihre Entwicklung beginnt, sowie die Hirnwand durch Entstehung weifser Marksubstanz vom fünften Monat sich in höherem Mafse verdickt; sie wird dadurch veranlafst, dafs die graue Rinde mit ihren Ganglienzellen sich rascher in die Fläche ausbreitet als die weifse Substanz und sich daher in Falten, die Hirnwindungen oder Gyri, erhebt, in welche nur schmale Fortsätze weifser Substanz eindringen. Anfangs sind denn auch die Furchen ganz seicht und werden in demselben Mafse tiefer, als sich die Hemisphäre verdickt und die Rindenfalten mehr nach aufsen hervorspringen.

Von den zahlreichen Furchen, welche das ausgebildete Gehirn darbietet, erscheinen während der Entwicklung einige früher, andere später und gewinnen hierdurch einen verschiedenen Wert für die Architektur der Gehirnoberfläche. Denn „je früher eine Furche auftritt, um so tiefer wird sie, je später, um so seichter erscheint sie“ (PANSCH). Die ersteren sind daher die bedeutungsvolleren und konstanteren und sind passenderweise als Haupt- oder Primärfurchen von den später entwickelten und mehr variierenden, sekundären und tertiären Furchen zu unterscheiden. Sie beginnen vom Anfang des sechsten Monats an aufzutreten. Unter ihnen erscheint am frühesten und ist eine der wichtigsten die Centralfurche

(Fig. 289 *cf*), da sie Stirn- und Scheitellappen voneinander abgrenzt. „Im neunten Monat sind alle Hauptfurchen und Windungen ausgebildet, und da zu dieser Zeit die Nebenfurchen noch fehlen, so gibt ein Gehirn aus dem neunten Monat ein typisches Bild der Furchen und Windungen." (MIHALKOVICS.)

Bei der Entwicklung des Grofshirns ist zum Schlufs noch eines Anhangsorgans desselben, des Riechnerven, zu gedenken. Seiner ganzen Entstehung nach unterscheidet sich der Riechnerv ebenso wie der Sehnerv von den peripheren Nerven und mufs als ein besonders modifizierter Abschnitt der Wand des Grofshirnbläschens aufgefafst werden. Die ältere Bezeichnung Nerv wird daher jetzt öfters auch durch den zutreffenderen Namen Riechlappen (Lobus olfactorius, Rhinencephalon) ersetzt. Schon sehr frühzeitig (beim Hühnchen am

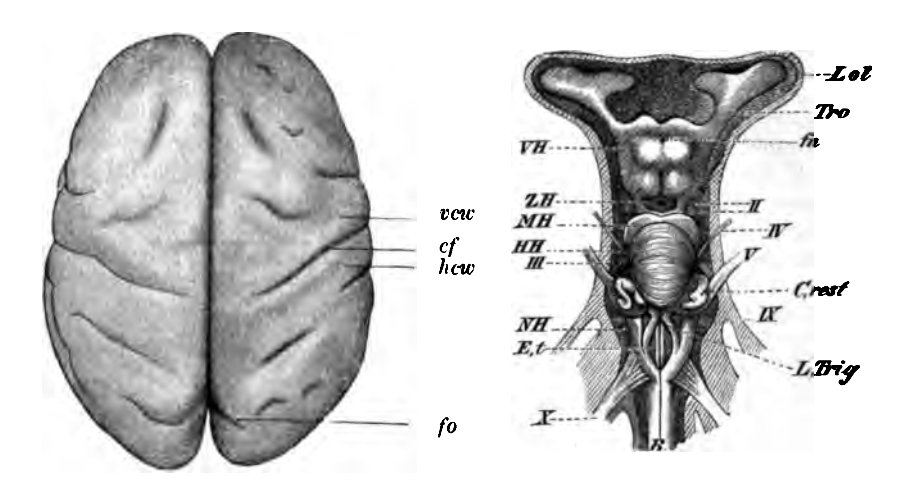


Fig. 289. Fig. 290.

Fig. 289. **Gehirn eines menschlichen Embryo aus dem Anfang des achten Monats.** Vergröfserung 3/4. Nach MIHALKOVICS.

cf Centralfurche, *vcw*, *hcw* vordere und hintere Centralwindung, *fo* Fissura occipitalis.

Fig. 290. **Gehirn von Galeus canis in situ, Dorsalansicht.** Nach ROHON.

Lol Lobus olfactorius, *Tro* Tractus nervi olfactorii, *VH* Vorderhirn, bei *fn* mit einem Foramen nutritium (Gefäfsloch) versehen, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *II* N. opticus, *III* N. oculomotorius, *IV* N. trochlearis, *V* Trigeminus, *L.Trig* Lobus trigemini, *C.rest* Corpus restiforme, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *E.t* Eminentiae teretes.

siebenten Tage der Bebrütung, beim Menschen in der fünften Woche, HIS) bildet sich am Boden und am Vorderende eines jeden Stirnlappens eine kleine, nach vorn gerichtete Ausstülpung (Fig. 275, 277 *rn*). Sie nimmt allmählich die Form eines Kolbens an, dessen erweiterten, der Siebplatte des Siebbeins aufliegenden Teil man als Bulbus olfactorius, dagegen den Stiel als Tractus olfactorius bezeichnet. Der Kolben schliefst im Innern eine Höhle ein, die mit dem Seitenventrikel in Zusammenhang steht.

In den ersten Monaten der Entwicklung ist der Riechlappen auch beim Menschen relativ grofs und mit einer centralen Höhlung versehen. Später beginnt er, wie denn auch der Geruchssinn beim

Menschen nur wenig entwickelt ist, gewissermafsen zu verkümmern; er bleibt im Wachstum stehen, wobei auch seine Höhle verschwindet. Bei den meisten Säugetieren dagegen, deren Geruchssinn ja bekanntlich viel schärfer als beim Menschen ist, erreicht der Riechlappen beim erwachsenen Tier eine bedeutendere Gröfse und läfst uns noch viel deutlicher die Charaktere eines Hirnteils erkennen; denn er schliefst dauernd im Bulbus eine Höhle ein, die öfters sogar (Pferd) durch einen engen Kanal im Tractus olfactorius mit dem Vorderhirn in Verbindung steht.

Eine ganz aufserordentliche Entfaltung (Fig. 290) gewinnt der Riechlappen (*Lol* + *Tro*) bei den Haien, bei denen er an Gröfse das Zwischen- (*ZH*) und Mittelhirn (*MH*) übertrifft. Hier gehen vom vorderen Ende des wenig entwickelten Grofshirns zwei lange, hohle Fortsätze aus (Tractus olfactorius, *Tro*) und enden in ziemlicher Entfernung vom Vorderhirn in zwei grofsen, zuweilen mit Furchen versehenen, gleichfalls hohlen Lappen (*Lol*).

B. Die Entwicklung des peripheren Nervensystems.

So leicht die Entstehung von Gehirn und Rückenmark zu verfolgen ist, so grofs sind die Schwierigkeiten, welche das periphere Nervensystem den auf seinen Ursprung gerichteten Untersuchungen entgegensetzt. Handelt es sich doch um histologische Vorgänge feinster Art, um das erste Auftreten markloser Nervenfibrillen und ihre Endigungsweise in zarten, aus mehr oder minder undifferenzierten Zellen zusammengesetzten Embryonen. Wer nun weifs, wie schwierig

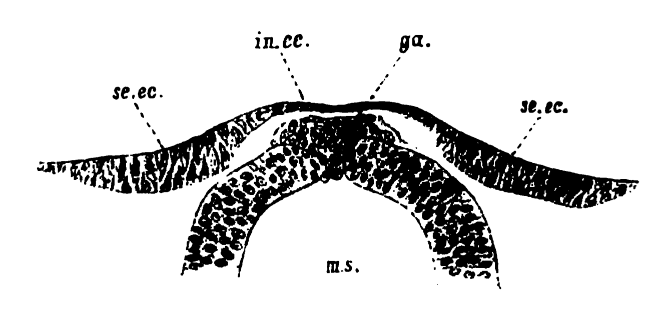


Fig. 291. **Durchschnitt durch einen Hühner-Embryo nach 29 Stunden Bebrütung.** Nach Golowine.
Der Schnitt hat die Gegend des dritten Ursegments getroffen. *ga* Ganglienleiste, *ms* Rückenmark, *in.ec* verdünnter Teil, *se.ec* verdickter Teil des äufseren Keimblattes.

es schon ist, bei einem ausgewachsenen Tiere marklose Nervenfibrillen in Epithellagen oder im glatten Muskelgewebe zu verfolgen und über ihre Endigungsweise ins reine zu kommen, wird es verständlich finden, dafs hinsichtlich der Entwicklung der peripheren Nerven manche und gerade die interessantesten Fragen nicht spruchreif sind, weil die zu ihrer Beantwortung notwendigen Beobachtungen noch fehlen. Nur in einem Punkt herrscht Klarheit. Er betrifft die Entwicklung der Spinalknoten.

Bei vielen Wirbeltieren (Hühnchen, Mensch etc.) ist ihre Anlage schon zu einer Zeit zu erkennen, wo die Medullarplatte sich eben zu einer Rinne einzufalten begonnen hat. Man kann dann an der Stelle, an welcher die Medullarplatte in das Hornblatt umbiegt, Gruppen von Zellen bemerken, die sich durch ihre mehr rundliche Beschaffenheit auszeichnen und von Anfang an segmental angeordnet sind.

Wenn im weiteren Verlauf die Medullarfalten sich in der Medianebene zum Verschlufs zusammenlegen, kommen die beiden „Ganglienstreifen“ an die Firsten der Falten zu liegen. Hier verschmelzen sie vorübergehend zu einem einheitlichen Strang (LENHOSSÉK) und lösen sich mit dem Nervenrohr von dem Hornblatt ab. In diesem Zustand zeigt uns Fig. 291, ein Durchschnitt durch einen 29 Stunden bebrüteten Hühner-Embryo, die Ganglienanlage. Sie schiebt sich wie ein Keil in die dorsale Verschlufsstelle des Nervenrohrs hinein. „Allein diese Lage ist keine definitive; bald veranlafst ihre lebhafte Vermehrung, unterstützt durch das Bestreben der sie einfassenden Medullarplatten nach gegenseitiger Vereinigung, ein successives Herauswandern ihrer Elemente, wodurch die ursprünglich bilaterale Anordnung wieder zum Vorschein kommt“ (LENHOSSÉK). Es wächst jetzt nämlich eine dünne, ein bis zwei Lagen dicke Zellenleiste, wie Querschnittsserien lehren, zu beiden Seiten der Verwachsungsnaht aus dem Nervenrohr heraus und schiebt sich zwischen ihm und dem dicht anliegenden Hornblatt nach abwärts (Fig. 292 *spg*). Sie erreicht bald die dorsale Kante der zu dieser Zeit gut ausgebildeten Ursegmente. Während des Herabwachsens sondert sich die Nerven- oder die Ganglienleiste immer deutlicher in einzelne, hintereinander gelegene Abschnitte. Es bleiben nämlich immer die zwischen zwei Ursegmenten gelegenen Strecken im Wachstum zurück, während die in der Mitte der Segmente gelegenen Teile stärker wuchern, sich verdicken und gleichzeitig noch weiter zwischen Ursegmenten und Nervenrohr ventralwärts vordringen.

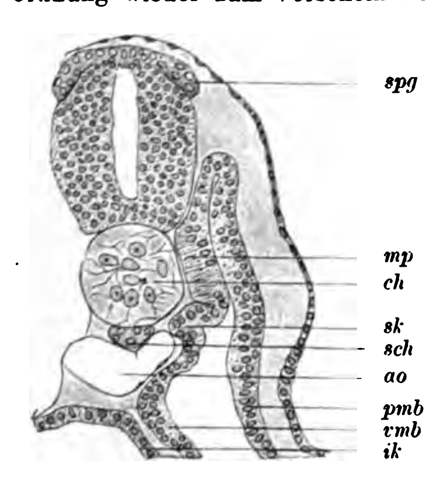


Fig. 292. Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus. Nach RABL.

Die Ursegmente hängen noch mit dem übrigen Teil des mittleren Keimblattes zusammen. An der Übergangsstelle sieht man eine Ausbuchtung *sk*, von welcher aus sich das skelettogene Gewebe entwickelt, *ch* Chorda, *spg* Spinalknoten, *mp* Muskelplatte des Ursegments, *sch* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *ik* inneres Keimblatt, *pmb*, *vmb* parietales, viscerales Mittelblatt.

Von den Spinalknoten des Rumpfes unterscheiden sich die im Bereich des Kopfes gelegenen Ganglien in mehreren Einzelheiten ihrer Entwicklung. Der wesentlichste Unterschied besteht darin, dafs schon zur Zeit, wo sich die Hirnanlage noch nicht zum Rohr geschlossen hat, die Ganglienanlagen am Umschlagsrande der Medullarfalten in eine stärkere Wucherung geraten, sich von ihrem Mutterboden abtrennen und zwischen Hirnwand und Epidermis nach abwärts zu wachsen beginnen. Wahrscheinlich wird diese frühzeitigere Entwicklung durch die beträchtlichere Gröfse einzelner Ganglienanlagen im Bereich des Kopfes bedingt.

Über die weiteren Veränderungen, welche an den Anlagen der Spinalganglien eintreten, bestehen verschiedene Ansichten: Nach HIS, SAGEMEHL und LENHOSSÉK sollen sich die einzelnen Ganglienanlagen vom Nervenrohr vollständig ablösen und zu seiner Seite ohne jeg-

lichen Zusammenhang mit ihm eine Zeitlang liegen bleiben. Eine Verbindung soll erst sekundär wieder durch Entwicklung der hinteren Nervenwurzeln hergestellt werden in der Weise, dafs Nervenfibrillen entweder vom Rückenmark in das Ganglion oder vom Ganglion in das Rückenmark hineinwachsen oder in beiden Richtungen entstehen. Andere Forscher lassen die Ganglionanlage, während sie sich verdickt und spindelig wird (Fig. 293 *g*), mit dem Rückenmark dauernd verbunden sein durch einen dünnen Faserstrang, der sich zur hinteren Wurzel umbildet.

Die Verschiedenheit in diesen Angaben hängt mit den verschiedenen Auffassungen zusammen, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven überhaupt bestehen. Zwei Hauptgegensätze machen sich in der Literatur geltend, wenn man die verschiedenen Ansichten durchgeht, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven aufgestellt worden sind. Die Majorität der Forscher nimmt an, dafs das periphere Nervensystem sich aus dem centralen entwickelt, dafs die Nerven aus dem Gehirn, dem Rückenmark und den Ganglien hervorwachsen und ununterbrochen bis in die Peripherie dringen, wo sie erst mit ihren spezifischen Endorganen in Verbindung treten. In den hervorsprossenden Nervenfasern erblickt man nur die Ausläufer der im Centralorgan gelegenen Ganglienzellen, die zu kolossaler Länge auswachsen müssen, damit sie ihren Endapparat erreichen. An ihnen finden sich zunächst keine Kerne und keine Zellen vor. Diese sollen erst in zweiter Linie von dem umgebenden Bindegewebe geliefert werden. Aus dem Mesenchym sollen zellige Elemente zu den Bündeln von Nervenfäserchen herantreten, sie umhüllen, dann zuerst spärlich, später immer reichlicher in das

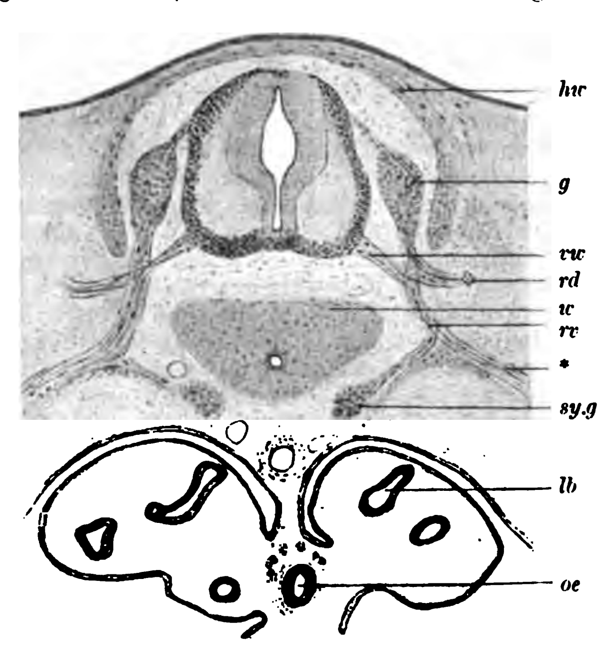


Fig. 293. **Querschnitt durch die Rückengegend der Brustregion eines menschlichen Embryo.** Man sieht das Rückenmark mit dorsalen Wurzeln und Spinalknoten (*g*), mit ventralen Wurzeln (*vw*) und der Teilung der Spinalnerven in Ramus dorsalis (*rd*), Ramus ventralis (*rv*) und Ramus visceralis mit sympathischem Ganglion (*sy.g*). Ferner erkennt man den knorpligen Wirbelkörper (*w*) mit Chordarest und den noch häutigen Wirbelbogen (*hw*). Unten findet sich im Mesenterium oder Mediastinum eingebettet der Oesophagus (*oe*) und links und rechts die Lungenanlage mit Lungenbläschen (*lb*).

Innere der Nervenstämme hereindringen und um die Achsencylinder die SCHWANNschen Scheiden bilden.

Dagegen sollen nach einer zweiten entgegengesetzten Ansicht an der Entwicklung der peripheren Nerven auch Zellen beteiligt sein, die in Reihen oder Ketten zwischen den nervösen Central- und Endorganen angeordnet sind. In diesem Sinne bemerkt KUPFFER (1891): „Keiner meiner Beobachtungen (am Ammocoetes) widerstreitet die Anschauung, alles deutet vielmehr darauf hin, dafs die Fibrillen als Ausläufer von Zellen entstehen, aber nicht allein von Zellen der Ganglien und des Centralorgans, sondern auch von denjenigen Zellen, die, in Ketten aneinandergereiht, die ersten Anlagen peripherer Nerven bilden. Dieses angenommen, erscheint es mir weiter am wahrscheinlichsten, dafs das Wachstum der Fibrillen an den dorsalen Nerven in beiden Richtungen sich vollzieht, centripetal sowohl wie centrifugal. Denn wenn die Anlagen die Ausbildung erreicht haben, dafs sie neben den Zellen auch Fibrillen aufweisen, erscheinen die Zellen auseinandergerückt und an beiden Enden, dem centralen wie dem peripheren, in feine Fäden auslaufend etc. Eins glaube ich mit Bestimmtheit aussprechen zu dürfen, dafs die Anlagen der dorsalen Nerven sowohl in der frühesten Phase der Zellenketten wie auch später, wenn bereits Fibrillen erschienen sind, stets den Zusammenhang mit dem Centralorgan bewahren."

Bei dem jetzigen Stande der Untersuchungen ist die Entwicklung des peripheren Nervensystems für eine kurze Darstellung in den „Elementen der Entwicklungslehre" noch nicht geeignet und mufs, bis das Gebiet erst mehr durchgearbeitet ist, am besten ganz übergangen werden. Im übrigen sei auf das ausführlichere Lehrbuch des Verfassers, VII. Aufl. (S. 482—497) verwiesen.

C. Die Entwicklung des Sympathicus.

Wie die meisten Forscher, die sich mit dem schwierigen Gegenstand beschäftigt haben, angeben (und wie am besten bei den Fischen zu beobachten ist), stammen die sympathischen Ganglien (Fig. 293 *sy.g*) direkt von den spinalen (*g*) ab. Die Spinalganglien wuchern an ihrem ventralen Ende. Die gewucherte Partie löst sich ab und rückt als Anlage eines sympathischen Ganglions mehr ventralwärts. Die Anlagen der einzelnen Segmente sind anfangs voneinander isoliert. Der Grenzstrang ist demnach ein sekundäres Produkt, dadurch entstanden, dafs die einzelnen Ganglien einander entgegenwachsen und sich verbinden. Von ihm leiten sich dann ferner die sympathischen Ganglien und Geflechte der Brust- und Leibeshöhle ab. Wenn diese Angaben richtig sind, so ist auch das sympathische Nervensystem wie das cerebrospinale in letzter Instanz vom äufseren Keimblatt abzuleiten.

II. Die Entwicklung der Sinnesorgane. Auge, Gehör- und Geruchsorgan.

Wie für das Centralnervensystem, so bildet das äufsere Keimblatt auch den Mutterboden für die höheren Sinnesorgane: für das Auge, für das Gehör- und das Geruchsorgan. Zwar liefert es nur das Sinnesepithel, einen Bestandteil, der im Vergleich zu den übrigen

Teilen, die vom Mesenchym abstammen, an Volumen sehr zurücktritt; dafür ist aber der epitheliale Bestandteil sowohl in funktioneller als in morphologischer Hinsicht weitaus der wichtigste. Denn ob ein Sinnesorgan zum Sehen, Hören, Riechen oder Schmecken geeignet ist, hängt in erster Linie vom Charakter des Sinnesepithels, d. h. davon ab, ob es aus Seh-, Hör-, Riech- oder Geschmackszellen zusammengesetzt ist. Aber auch in morphologischer Hinsicht steht der epitheliale Teil im Vordergrund, indem er vorzugsweise die Grundform der Sinnesorgane bestimmt und den festen Mittelpunkt abgibt, um welchen sich die übrigen, mehr accessorischen Bestandteile herum anordnen. Am deutlichsten läfst sich der genetische Zusammenhang mit dem äufseren Keimblatt bei manchen Wirbellosen erkennen, insofern hier noch dauernd die Sinnesorgane in der Epidermis gelegen sind, während sie sich bei den Wirbeltieren bekanntlich zum Schutze in tiefere Gewebsschichten einbetten. Ich beginne mit dem Auge und wende mich dann zum Gehör- und Geruchsorgan.

A. Die Entwicklung des Auges.

Wie bereits bei der Beschreibung des Gehirns hervorgehoben wurde, wachsen aus der Seitenwand des primären Vorderhirns (Fig. 270, 294, 295) die Augenblasen (*au*) hervor und bleiben später, indem sie sich mehr und mehr abschnüren, nur noch durch einen



Fig. 294. **Querschnitt durch das vordere Kopfende des am Anfang der vierten Woche stehenden menschlichen Embryo, der in Fig. 160 abgebildet ist.** Der Schnitt geht durch das primäre Vorderhirnbläschen, aus dessen Seitenwandungen sich die primären Augenblasen ausgestülpt haben.

au.l laterale Wand der Augenblase, *st* ihre untere Wand, welche in den Sehstiel (*st*) übergeht, *lp* Linsenplatte, v^3 Hohlraum im Vorderhirnbläschen (dritter Ventrikel), der sich in den Hohlraum des Augenstiels (*st*) und der Augenblase fortsetzt, *tr* Boden des Vorderhirnbläschens, der, zwischen den beiden Sehstielen gelegen, sich später nach unten zum Trichter ausstülpt. Da in dieser Gegend kein Mesenchym entwickelt ist, liegt dem Hirnboden das äufsere Keimblatt dicht an und liefert später die Rathkesche Tasche.

engen Stiel in Verbindung (Fig. 294 u. 295 *st*). Sie besitzen im Innern eine Höhle, die durch den engen Kanal des Augenblasenstiels mit dem Ventrikelsystem des Gehirns im Zusammenhang steht. Mit ihrer lateralen Fläche legen sie sich an das Hornblatt, die spätere Epidermis des Kopfes, bei ihrer Hervorstülpung entweder unmittelbar an, wie beim Hühnchen, oder werden, wie bei den Säugetieren, von ihm nur durch eine sehr dünne Zwischenschicht getrennt. Bald darauf wird die primäre Augenblase durch Einstülpung in einen Becher in ähnlicher Weise umgewandelt wie die Keimblase des Amphioxus in die Gastrula. Die Einstülpung findet an zwei Stellen statt, einmal an ihrer lateralen, dem Hornblatt anliegenden Wand,

und zweitens an ihrer unteren Fläche, welche mit der Basis der Hirnblasen in einer Flucht liegt. Die eine Einstülpung hängt mit der Entwicklung der Linse, die andere mit der Entwicklung des Glaskörpers zusammen.

Die erste Anlage der Linse erfolgt beim Hühnchen schon am zweiten Tage der Bebrütung, beim Kaninchen etwa zehn Tage nach der Befruchtung des Eies, beim Menschen am Anfang der vierten Woche (Fig. 294). An der Stelle, wo das Hornblatt über die Oberfläche der primären Augenblase hinzieht, verdickt es sich ein wenig und liefert die Linsenplatte (*lp*), welche sich bald darauf zu einer kleinen Grube einstülpt (Fig. 295 *lg*). Indem die Linsengrube sich vertieft, wobei ihre Ränder sich entgegenwachsen und sich endlich berühren, wandelt sie sich in das Linsensäckchen (Fig. 296 *ls*) um, welches noch eine Zeitlang durch einen soliden Epithelstrang (*lst*) den Zusammenhang mit dem Mutterboden, dem Hornblatt, bewahrt. Bei seiner Abschnürung treibt natürlich das

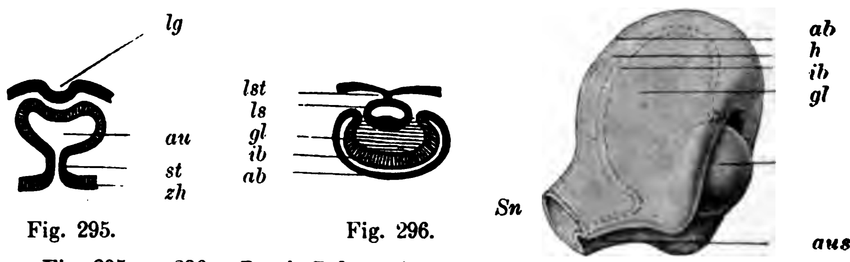


Fig. 295. Fig. 296.

Fig. 295 u. 296. **Zwei Schemata zur Entwicklung des Auges.**

Fig. 297.

Fig. 295. Die primäre Augenblase *au*, durch einen hohlen Stiel *st* mit dem Zwischenhirn *zh* verbunden, wird infolge der Entwicklung der Linsengrube *lg* eingestülpt.

Fig. 296. Die Linsengrube hat sich zum Linsensäckchen (*ls*) abgeschnürt. Aus der Augenblase ist der Augenbecher mit doppelten Wandungen, einer inneren *ib* und einer äufseren *ab*, entstanden. *lst* Linsenstiel, *gl* Glaskörper.

Fig. 297. **Plastische Darstellung eines Augenbechers mit Linse und Glaskörper.**

ab äufsere Wand des Bechers, *ib* innere Wand desselben, *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet, *Sn* Anlage des Sehnerven (Augenblasenstiel mit Rinnenbildung an seiner unteren Fläche), *aus* Augenspalte, *gl* Glaskörper, *l* Linse.

Säckchen die ihm dicht anliegende, laterale Wand der Augenblase vor sich her und stülpt sie gegen die mediale Wand zu ein.

Gleichzeitig mit der Linsenentwicklung wird die primäre Augenblase auch von unten her eingestülpt längs einer Linie, die von der Gegend der Linsenplatte (Fig. 294 *lp*) zum Augenblasenstiel (*st*) reicht und sich auf diesen selbst eine Strecke weit noch fortsetzt. Es wuchert hier vom einhüllenden embryonalen Bindegewebe eine Blutgefäfsschlinge, in weiche, gallertige Substanz eingebettet, gegen die untere Fläche der primären Augenblase und ihres Stieles vor und drängt sie nach oben und medianwärts vor sich her (Fig. 297 *aus*).

Infolge beider Einstülpungen (Fig. 296 u. 297) gewinnt die Augenblase die Form eines Bechers oder einer Schale, zu welcher ihr Stiel (*Sn*) gleichsam den Fufs abgibt. Der Augenbecher, wie wir von jetzt ab die Bildung bezeichnen können, zeigt aber zwei

Eigentümlichkeiten. Einmal besitzt er an seiner unteren Wand noch einen Defekt (Fig. 297 *aus*); denn es verläuft hier eine Spalte (*aus*) vom Rande der weiten, die Linse (*l*) umfassenden Öffnung bis zum Ansatz des Stiels (*Sn*). Sie wird durch Entwicklung des Glaskörpers (*gl*) bedingt und führt den Namen der fötalen Augenspalte. Anfänglich ist sie ziemlich weit, verengert sich dann aber mehr, indem die Ränder der Spalte zusammenrücken, und schliefst sich endlich vollständig. Zweitens ist der Augenbecher, ähnlich dem als Spielzeug gebräuchlichen Vexirbecher, mit doppelten Wandungen versehen, die längs der vorderen Öffnung und der unteren Spalte ineinander übergehen. Sie sollen im folgenden als inneres (Fig. 296 u. 297 *ib*) und äufseres Blatt (*ab*) unterschieden werden; ersteres ist der eingestülpte, letzteres der nicht eingestülpte Teil der Augenblase. Beim Beginn der Einstülpung (Fig. 297) sind beide Blätter (*ab* u. *ib*) noch durch einen Zwischenraum (*h*) getrennt, der durch den Augenblasenstiel (*Sn*) in den dritten Ventrikel führt, in der Folgezeit aber in demselben Mafse enger wird, als sich im Innern der Glaskörper (*gl*) vergröfsert. Auch auf dem Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo (Fig. 298) ist noch ein kleiner Zwischenraum zwischen den doppelten Wandungen des Bechers zu sehen. Schliefslich kommen äufseres und inneres Blatt dicht aufeinander zu liegen. Den Inhalt des Auges bilden dann die Anlagen der Linse (*le* u. *lf*) und des Glaskörpers (*gl*). Letzterer füllt den Grund, die Linse die Öffnung des Bechers aus.

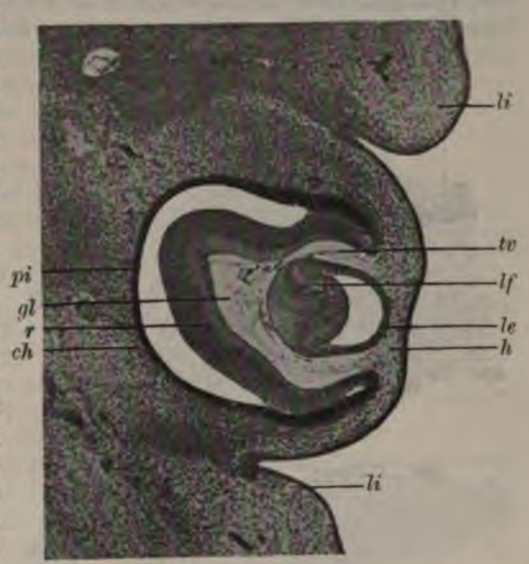


Fig. 298. **Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo aus dem zweiten Monat.**

pi Pigmentepithel = äufsere Lamelle des Augenbechers, *r* Retina = innere Lamelle des Augenbechers; zwischen beiden Lamellen des Bechers ist noch ein schmaler Hohlraum vorhanden. *gl* Anlage des Glaskörpers mit Gefäfsen, *ch* Mesenchym, Anlage der Chorioidea und Sclera, *tv* Tunica vasculosa lentis, *lf* hintere verdickte Wand des Linsensäckchens, deren Zellen zu den Linsenfasern ausgewachsen sind, *le* dünnere, vordere Wand, Linsenepithel, *h* Anlage der Hornhaut, *li* Augenlider.

Bei dem Einstülpungsprozefs hat auch der Augenblasenstiel seine Form verändert. Ursprünglich ist er ein enges Rohr mit epithelialer Wandung, geht dann aber in einen mit doppelter Epithelwand versehenen Halbkanal über, indem seine untere Fläche durch die Bindegewebswucherung, welche nach vorn den Glaskörper liefert, auch mit eingestülpt wird. Später legen sich die Ränder des Halbkanals zusammen und verwachsen untereinander. Hierdurch wird der Bindegewebsstrang mit der in ihm verlaufenden Arteria centralis retinae in das Innere des Stiels, der nun eine ganz kompakte Bildung darstellt, aufgenommen.

An der Entwicklung des Auges nimmt endlich das Mesenchym, abgesehen davon, dafs es den Glaskörper liefert, auch noch dadurch Anteil, dafs seine an den Augenbecher angrenzende Schicht sich zur Blutgefäfshaut und zur Faserhaut des Auges differenziert.

Die hier in aller Kürze gegebene Skizze von der Entwicklung des Auges ist jetzt im einzelnen noch weiter zu vervollständigen.

1. Die Entwicklung von Linse und Glaskörper.

Das vom Hornblatt vollständig abgeschnürte Linsensäckchen (Fig. 296 *ls*) besitzt eine dicke Wandung, die von zwei bis drei Lagen von Epithelzellen zusammengesetzt wird, und schliefst einen von Flüssigkeit erfüllten Hohlraum ein. Nach aufsen wird es durch eine dünne Membran, welche sich später zur Linsenkapsel (Capsula lentis) verdickt, schärfer abgegrenzt. Bald treten in der Ausbildung seiner vorderen und hinteren Wand erhebliche Differenzen auf (Fig. 298). Im Bereich der vorderen Wand flacht sich das Epithel (*le*) mehr und mehr ab und wandelt sich in eine einfache Lage kubischer Elemente um, die in der Linse des Erwachsenen das sogenannte Linsenepithel bilden (*le*). An der hinteren Wand dagegen nehmen die Zellen an Länge sehr bedeutend zu und wachsen zu langen Fasern aus, die einen hügelartigen Vorsprung in die Höhle des Säckchens bedingen (Fig. 298). Die Fasern stehen senkrecht auf der hinteren Wand und werden nach dem Linsen-Äquator (Fig. 299 *l'*) zu kürzer und schliefslich zu gewöhnlichen Cylinderzellen, und diese gehen wieder, indem sie noch niedriger werden, in die kubischen Zellen des Linsenepithels über, so

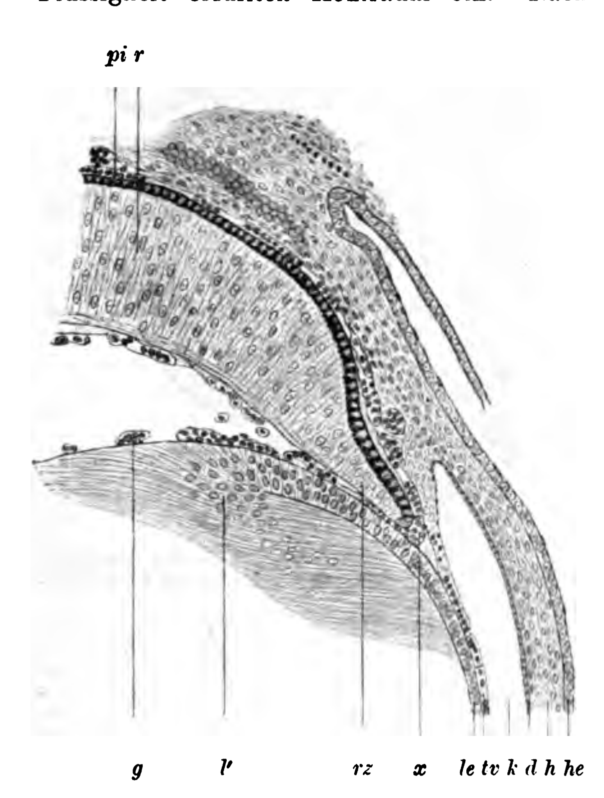


Fig. 299. **Teil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuse-Embryo.** Nach Kessler.

Man sieht einen Teil der Linse, den Rand des Augenbechers, die Hornhaut und Augenkammer. *pi* Pigmentepithel des Auges, *r* Retina, *rz* Randzone des Augenbechers, *g* Gefäfse des Glaskörpers in der Gefäfskapsel der Linse, *tv* Tunica vasculosa lentis, *x* Zusammenhang der Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa lentis, *l'* Übergang des Linsenepithels in die Linsenfasern, *le* Linsenepithel, *k* Augenkammer, *d* Descemetsche Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel.

dafs zwischen letzterem und den Linsenfasern eine am Äquator gelegene Übergangszone zustande kommt.

Das weitere Linsenwachstum ist ein appositionelles. Um die zuerst entstandenen Fasern, die, weiter in die Länge wachsend, bald den ursprünglichen Hohlraum des Säckchens ganz ausfüllen und den Linsenkern liefern, lagern sich immer neue Fasern herum. Ihre Neubildung findet im Linsen-Äquator in der oben beschriebenen Übergangszone statt, wo sich die kubischen Zellen des Linsenepithels durch Teilung längere Zeit vermehren und zu Cylinderzellen werden, die ihrerseits wieder zu langen Fasern auswachsen und sich zwischen Linsenkern und Linsenepithel dazwischenschieben. Parallel zueinander angeordnet verbinden sich die neu entstehenden Fasern zu Blättern, die in Schichten übereinanderliegen und sich an macerierten Linsen wie die Schalen einer Zwiebel ablösen lassen. Alle Fasern (Fig. 300 *lf'*, *lf''*) reichen von der vorderen bis zu der hinteren Fläche und treffen an ihnen mit ihren vorderen resp. hinteren Enden in regelmäfsigen Linien zusammen, welche beim Embryo und beim Neugeborenen zwei dreistrahlige Figuren, die sogenannten Linsensterne (Fig. 300 *vst* u. *hst*) darstellen. Diese zeigen die Eigentümlichkeit, dafs ihre Strahlen an der vorderen und an der hinteren Linsenfläche alternierend gestellt sind, derart, dafs die drei Strahlen des einen Sterns die Zwischenräume der drei Strahlen des anderen Sterns halbieren. Beim Erwachsenen wird die Figur eine kompliziertere, indem an jedem der drei Hauptstrahlen noch seitliche Strahlen entstehen.

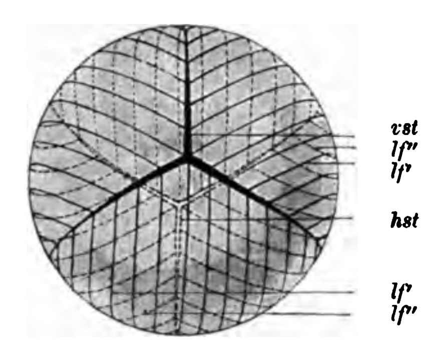


Fig. 300. Schema zur Anordnung der Linsenfasern.
Man sieht die entgegengesetzte Lage des vorderen (*vst*) und des hinteren Linsensternes (*hst*), *lf'* Verlauf der Linsenfasern an der vorderen Linsenfläche und Ende am vorderen Linsenstern, *lf''* Fortsetzung derselben Fasern zum hinteren Linsenstern an der hinteren Fläche.

Beim Erwachsenen bestehen bekanntlich keine besonderen Ernährungsvorrichtungen für die Linse, welche sich nach erlangter Gröfse nur wenig verändert und jedenfalls nur einen geringen Stoffwechsel besitzt. Anders liegt die Sache beim Embryo. Hier besteht zur Zeit des lebhafteren Wachstums auch ein besonderer Ernährungsapparat; die Linse ist mit einer besonderen Gefäfshaut (Tunica vasculosa lentis) versehen (Fig. 298 *tv*, 299 *g*). Darunter versteht man eine an Blutgefäfsen reiche Bindegewebsmembran, welche, nach aufsen von der Linsenkapsel gelegen, sie allseitig einschliefst. Beim Menschen ist sie im zweiten Monat der Entwicklung bereits deutlich vorhanden. Ihre Gefäfse stammen von den Glaskörpergefäfsen ab. Sie sind daher an der hinteren Wand stärkere Stämmchen, die, in zahlreichere, feinere Zweige aufgelöst, sich um den Linsen-Äquator herumbiegen und nach der Mitte der vorderen Fläche verlaufen, wo sie mit Endschlingen aufhören und auch Verbindungen mit Gefäfsen der mittleren Augenhaut eingehen (Fig 299 *x*). Ihre gröfste Ausbildung erreicht die Gefäfshaut im siebenten Monat, von welcher Zeit an sie sich zurückzubilden beginnt. Gewöhnlich ist

sie vor der Geburt vollständig verschwunden: nur in Ausnahmefällen bleibt der Teil bestehen, welcher, auf der vorderen Linsenfläche gelegen, das Sehloch ausfüllt und als Membrana pupillaris unterschieden worden ist. Seine Erhaltung beim Neugeborenen bezeichnet man als Atresia pupillae congenita. Gegen Ende des embryonalen Lebens hat übrigens auch die Linse selbst ihr Hauptwachstum beendet. Denn nach Wägungen, die vom Anatomen HUSCHKE angestellt worden sind, hat sie beim Neugeborenen ein Gewicht von 123 mg, beim Erwachsenen 190 mg, so dafs die gesamte Zunahme, die das Organ während des Lebens erfährt, nur 67 mg beträgt.

Die Entwicklung des Glaskörpers ist ein augenblicklich viel untersuchtes Thema, über welches indessen die Meinungen noch sehr auseinandergehen; es ist fraglich geworden, ob, wie man früher lehrte, nur das durch die fötale Augenspalte in den Becher hineingewachsene Gallertgewebe (siehe S. 294) sich zum Glaskörper umwandelt. Von mancher Seite wird eine Beteiligung des Linsensäckchens und auch des Augenbechers bei seiner Bildung angenommen.

Der beim Erwachsenen ganz blutgefäfsleere Glaskörper ist beim Embryo mit Blutgefäfsen reichlich versehen. Der in die Achse des Sehnerven eingebettete Ast der Arteria ophthalmica, die Arteria centralis retinae, verlängert sich von der Papille des Sehnerven an in einen Ast, welcher als Arteria hyaloidea bezeichnet wird. Dieser verläuft, in mehrere Zweige aufgelöst, nach vorn durch den Glaskörper zu der hinteren Fläche der Linse, wo sich seine zahlreichen Endäste in der Tunica vasculosa ausbreiten und am Äquator auf die vordere Linsenfläche übergehen. In dem letzten Monat des Embryonallebens bilden sich auch die Gefäfse des Glaskörpers mit der Ernährungshaut der Linse zurück bis auf ein Rudiment des Hauptstammes, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn zur hinteren Fläche der Linse verläuft und bei der Rückbildung sich in einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlkanal, den Canalis hyaloideus, umwandelt.

2. Die Entwicklung der Augenhäute und des Sehnerven.

Der Augenbecher wird gleichzeitig mit der ihn umhüllenden Mesenchymschicht, welche sich in die mittlere und in die äufsere Augenhaut sondert, weiter umgebildet, so dafs eine gemeinsame Besprechung beider geboten erscheint. Zum Ausgang diene das in Fig. 298 dargestellte Stadium, auf welchem der Augenbecher mit einer noch weiten Öffnung das Linsensäckchen umfafst. Zwischen letzteres und das Hornblatt, von dem es sich abgeschnürt hat, ist bei den Säugetieren und beim Menschen schon gleich während der Abschnürung eine dünne Mesenchymschicht dazwischengetreten. Sie verdickt sich bei ihnen jetzt rasch, indem Zellen aus der Umgebung in sie einwandern. und sondert sich dabei in zwei verschiedene Lagen. Die eine wird gefäfshaltig, liegt der vorderen Linsenfläche unmittelbar auf und stellt den vorderen Abschnitt der früher erwähnten Gefäfshaut der Linse dar, und zwar jenen Bezirk, der die Öffnung des Augenbechers als Membrana pupillaris verschliefst. Die andere Lage ist gefäfslos, grenzt an das Hornblatt an und stellt die Anlage für die Hornhaut des Auges dar. Bald werden beide Schichten schärfer

voneinander abgegrenzt dadurch, dafs sich zwischen ihnen ein schmaler, mit Flüssigkeit erfüllter Spaltraum ausbildet, welcher nichts anderes als die mit Humor aqueus erfüllte Augenkammer ist.

Währenddem hat auch der epitheliale Augenbecher selbst seine Beschaffenheit verändert. Seine äufsere und seine innere Lamelle werden immer verschiedenartiger voneinander. Die erstere (Fig. 298 u. 299 *pi*) bleibt dünn und stellt eine einfache Lage kubischer Epithelzellen dar. In ihnen lagern sich schwarze Pigmentkörnchen in immer reicherem Mafse ab, bis schliefslich die ganze Lamelle auf dem Durchschnitte als ein schwarzer Streifen erscheint. Die innere

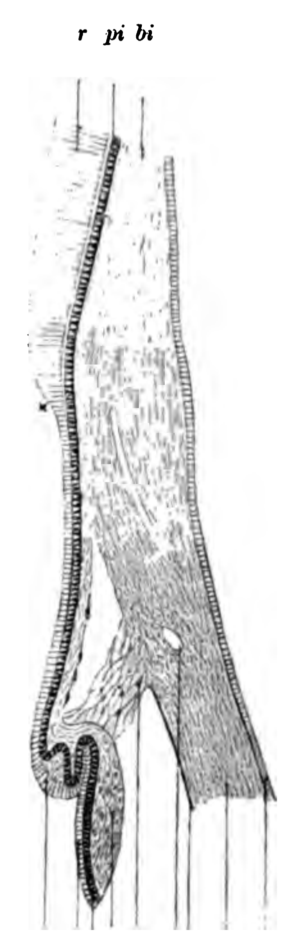


Fig. 301.

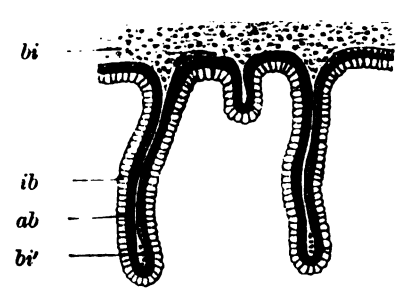


Fig. 302.

Fig. 301. **Durchschnitt durch den Randteil des Augenbechers von einem Embryo der Singdrossel (Turdus musicus).** Nach Kessler.
r Retina, *pi* Pigmentepithel der Retina (äufsere Lamelle des Augenbechers), *bi* bindegewebige Umhüllung des Augenbechers (Chorioidea und Sclera). * Ora serrata (Grenze zwischen Randzone und Grund des Augenbechers), *ck* Ciliarkörper, *1. 2. 3.* Iris, *1.* u. *2.* äufsere und innere Lamelle der Pars iridis retinae, *3.* Bindegewebsplatte der Iris, *lp* Ligamentum pectinatum iridis, *sch* Schlemmscher Kanal, *D* Descemetsche Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel.

Fig. 302. **Querschnitt durch den Ciliarteil des Auges von einem Katzen-Embryo von 10 cm Länge.** Nach Kessler.
Man sieht drei durch Einfaltung des Augenbechers entstandene Ciliarfortsätze (Processus ciliares), *bi* bindegewebiger Teil des Ciliarkörpers, *ib* inneres Blatt, *ab* äufseres pigmentiertes Blatt des Augenbechers, *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

Schicht (*r*) dagegen bleibt mit Ausnahme eines Teils der Randzone ganz frei von Pigment; sie verdickt sich bedeutend, indem die Zellen, wie in der Wand der Hirnblasen, mehrfach übereinanderliegen, sich strecken und spindelige Formen annehmen. Ferner treten Bechergrund und Becherrand in einen Gegensatz zueinander und eilen verschiedenen Bestimmungen entgegen; denn der eine wandelt sich zur Netzhaut um, der andere ist in hervorragendem Mafse an der Bildung des Ciliarkörpers und der Iris beteiligt.

Der Becherrand (Fig. 299 *rz*, 301 u. 302) verdünnt sich stark, indem sich die Zellen seines inneren Blattes in einfacher Schicht anordnen, eine Zeitlang noch cylindrisch sind, dann eine kubische Form annehmen. Mit seiner Verdünnung geht gleichzeitig eine Ausdehnung in der Fläche einher. Infolgedessen wächst jetzt der Rand des Bechers in die oben beschriebene, mittlerweile noch gröfser gewordene Augenkammer zwischen Hornhaut und vordere Linsenfläche hinein, bis er nahezu die Mitte derselben erreicht hat. Er umgrenzt dann schliefslich nur noch eine Öffnung, die in die Höhle des Augenbechers hineinführt, das Sehloch oder die Pupille. Von dem Randbezirk des Bechers leitet sich die Pigmentschicht der Iris her (Fig. 301 *1* u. *2*). Wie in der äufseren, lagern sich jetzt auch in der inneren Epithellamelle Pigmentkörnchen ab, so dafs schliefslich beide nicht mehr als getrennte Lagen zu unterscheiden sind. Mit der Flächenausbreitung des Becherrandes hält die ihm von aufsen anliegende Mesenchymhülle gleichen Schritt. Sie verdickt sich und liefert das mit Gefäfsen reich versehene Stroma der Iris (Fig. 301 *3*). Dieses geht bei Säugetieren (Fig. 299 *x*) eine Zeitlang in die Tunica vasculosa lentis (*tv*) über, infolgedessen das Sehloch bei den Embryonen durch eine feine, blutgefäfsführende Bindegewebshaut verschlossen ist, wie schon früher (S. 297) erwähnt wurde.

Eine interessante Veränderung erfährt der an die Pigmentschicht der Iris angrenzende und den Äquator der Linse umgebende Teil des Augenbechers, der ebenfalls noch mit zur verdünnten Randzone hinzugehört (Fig. 301 *ck*). Er bildet sich gemeinsam mit der angrenzenden Mesenchymschicht zu dem Ciliarkörper des Auges um. Der Prozefs beginnt beim Hühnchen am neunten oder zehnten Tage der Bebrütung (Kessler), beim Menschen am Ende des zweiten oder Anfang des dritten Monats (Kölliker). Die verdünnte, epitheliale Doppellamelle des Bechers legt sich infolge eines besonders intensiven Flächenwachstums in zahlreiche kurze Falten, die, parallel zueinandergestellt, in radiärer Richtung den Linsenäquator umgeben. Am Wucherungsprozefs beteiligt sich die angrenzende Mesenchymschicht, wie an der Iris, so auch hier und dringt mit feinen Fortsätzen zwischen die Faltenblätter hinein. Über ihre ursprüngliche Form bei Säugetieren gibt ein Querschnitt durch den eingefalteten Teil des Augenbechers von einem 10 cm langen Katzen-Embryo (Fig. 302) Aufschlufs. Er zeigt, dafs die einzelnen Falten sehr schmal sind und in ihrem Innern nur eine sehr geringfügige Menge embryonalen Bindegewebes (*bi*) mit feinen Capillaren einschliefsen, dafs von den beiden Epithellagen im Unterschied zum Pigmentepithel der Iris nur die äufsere (*ab*) pigmentiert ist, während sich die innere (*ib*) auch später unpigmentiert erhält und aus kurzen, cylindrischen Zellen zusammensetzt. Später nehmen die Ciliarfortsätze durch Vermehrung des an Blutgefäfsen sehr reichen Bindegewebsgerüstes an Dicke bedeutend zu und gehen eine festere Verbindung mit der Linsenkapsel durch Ausbildung der Zonula Zinnii ein. Diese entsteht nach den Angaben Köllikers beim Menschen im vierten Monat durch einen Vorgang, der hier wie bei anderen Säugetieren noch wenig aufgeklärt ist. — Nach neueren Untersuchungen nehmen von den in die Iris und den Ciliarkörper eingebetteten Muskelfasern der M. sphincter iridis und der M. dilatator pupillae von dem äufseren Epithelblatt des sekundären Augenbechers, die Ciliarmuskeln aus Mesenchymzellen ihren Ursprung.

Der Grund des Bechers (Fig. 298, 299, 301) liefert den wichtigsten Teil des Auges: die Netzhaut. Seine innere Lamelle (*r*) verdickt sich hier in sehr hohem Grade und gewinnt, indem ihre Zellen zu langen Spindeln werden und sich in mehreren Lagen ineinanderschieben, ein ähnliches Aussehen wie die embryonale Hirnwand. Gegen den verdünnten Teil des Augenbechers, welcher die Ciliarfalten bildet, setzt die Netzhaut sich später mit einer gezackten Linie, der Ora serrata, ab (in Fig. 301 an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle). Frühzeitig gewinnt sie auch an ihren beiden Flächen eine schärfere Begrenzung durch Ausscheidung zweier feiner Häutchen: gegen die Anlage des Glaskörpers zu grenzt sie sich durch die Membrana limitans interna, gegen die äufsere Lamelle, die zum Pigmentepithel wird, durch die Membrana limitans externa ab.

Im Fortgang der Entwicklung differenzieren sich ihre gleichartigen Zellen in sehr verschiedener Weise, wodurch die bekannten, von Max Schultze unterschiedenen Schichten zustande kommen. Ihre Gefäfse erhalten sie dadurch, dafs von der in den Augenblasenstiel eingeschlossenen Art. centralis retinae Gefäfsschlingen in sie hineinwachsen, eingehüllt von aufserordentlich dünnen, bindegewebigen Scheiden.

Von den einzelnen Schichten der Netzhaut entwickelt sich am spätesten die so bemerkenswerte Stäbchen- und Zapfenschicht. Solange sie noch fehlt, ist bei allen Wirbeltieren das innere Blatt des Augenbechers gegen das äufsere durch einen vollkommen glatten Contour abgegrenzt, der von der Membrana limitans externa herrührt. Dann erscheinen auf dieser zahlreiche, kleine, glänzende Höcker, die von den peripheren Enden der äufseren Körner oder der Sehzellen ausgeschieden worden sind. Die Höcker, welche aus einer protoplasmatischen Substanz bestehen und sich in Karmin rot färben, strecken sich in die Länge und erhalten die Form des Innengliedes. Zuletzt setzen sie an ihrer Oberfläche das Aufsenglied an, welches Max Schultze und W. Müller wegen seiner lamellösen Struktur einer Cuticularbildung vergleichen. Indem die Stäbchen und Zapfen der Sehzellen in dieser Weise über die Membrana limitans externa hervorwachsen, dringen sie in die dicht anliegende, äufsere Lamelle des Augenbechers hinein, welche zum Pigmentepithel der Retina (Fig. 301 *pi*) wird; sie kommen mit ihren Aufsengliedern in kleine Nischen der grofsen, hexagonalen Pigmentzellen zu liegen, so dafs die einzelnen Elemente ringsum durch pigmentierte Scheidewände isoliert werden.

Noch einige Worte über die bindegewebige Umhüllung, die dem Grunde des Augenbechers zugeteilt ist. Sie gewinnt hier ebenso wie am Ciliarkörper und an der Iris ein besonderes, für diesen Abschnitt charakteristisches Gepräge. Sie sondert sich in Gefäfs- und Faserhaut, die beim Menschen in der sechsten Woche (Kölliker) unterscheidbar werden. Die erstere zeichnet sich früh durch ihren Gefäfsreichtum aus und entwickelt nach dem Augenbecher zu eine besondere, mit engen Maschen capillarer Gefäfse ausgestattete Schicht, die Choriocapillaris, die zur Ernährung der Pigment-, Stäbchen- und Zapfenschicht des Auges dient, da diese eigener Blutgefäfse entbehren. Eine weitere Verschiedenheit im Vergleich zum Ciliarkörper besteht noch darin, dafs am Grunde des Augenbechers die Aderhaut von den angrenzenden Häuten des Auges leicht trennbar

ist, während am Ciliarkörper zwischen allen ein fester Zusammenhang stattfindet,

Wenn wir jetzt noch auf die zuletzt besprochenen Entwicklungsprozesse einen Rückblick werfen, so wird uns aus der kurzen Skizze das eine klar hervortreten, dafs für die Entstehung der einzelnen Augenabschnitte die Formveränderungen des sekundären Augenbechers von hervorragender Bedeutung sind. Durch verschiedenartige Wachstumsprozesse, die im fünften Kapitel eine allgemeine Besprechung gefunden haben, sondern sich an ihm drei verschiedene Abschnitte. Durch Wachstum in die Dicke und verschiedenartige Differenzierung der mehrfachen Zellenlagen wird die Netzhaut, dagegen durch Ausdehnung in die Fläche ein vorderer, verdünnter Teil gebildet, welcher das Sehloch umgrenzt und durch Faltenbildung in der Umgebung der Linse eine neue Sonderung in zwei Abschnitte eingeht. Aus dem eingefalteten, an der Ora serrata von der Netzhaut sich abgrenzenden Abschnitt entwickelt sich der innere Epithelüberzug des Ciliarkörpers, aus dem glatt bleibenden, verdünnten, das Sehloch umgebenden Abschnitt das Pigmentepithel (Uvea) der Iris. An dem sekundären Augenbecher hat man mithin jetzt drei Bezirke als Retina-, Ciliar- und Iristeil zu unterscheiden. Jedem Bezirk pafst sich das angrenzende Bindegewebe und namentlich der Teil, der zur mittleren Augenhaut wird, in eigenartiger Weise an und liefert hier die Bindegewebsplatte der Iris mit ihrer glatten Muskulatur, dort das Bindegewebsgerüst des Ciliarkörpers mit dem Ciliarmuskel, dort die blutgefäfsreiche Chorioidea mit der Choriocapillaris und Lamina fusca.

Am Augenbecher war bei seiner Entwicklung eine Spalte an seiner unteren Wand entstanden (Fig. 297 *aus*). Sie bezeichnete die Stelle, an welcher die Anlage des Glaskörpers in das Innere hineingewachsen war. Was ist schliefslich ihr Schicksal? Die Spalte, welche in der Literatur meist als Chorioidealspalte aufgeführt wird, ist eine Zeitlang leicht kenntlich, wenn sich in der äufseren Lamelle des Augenbechers Pigment abgelagert hat. Dann nämlich erscheint sie an der unteren, inneren Seite des Augapfels als ein heller, unpigmentierter Streifen, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn bis zum Pupillarrande reicht. Später geht der helle Streifen verloren. Die Augenspalte schliefst sich, indem ihre Ränder verwachsen und in der Naht sich Pigment ablagert. Beim Hühnchen geschieht dies am neunten Tage, beim Menschen in der sechsten bis siebenten Woche.

Zuweilen wird beim Menschen der normale Entwicklungsprozefs gehemmt, so dafs die Ränder der Augenspalte offen bleiben. Dies hat dann meist auch eine mangelhafte Ausbildung der Gefäfshaut des Auges an der entsprechenden Stelle zur Folge, ein Zeichen, wie sehr die Entwicklung der bindegewebigen Umhüllung — was schon früher betont wurde — von den Bildungsprozessen der beiden Epithelblätter abhängig ist. Es fehlt daher längs eines vom Sehnerven beginnenden Streifens sowohl das Retina- als auch das Chorioidealpigment, so dafs nach innen die weifse Faserhaut des Auges durchschimmert und bei der Untersuchung mit dem Augenspiegel wahrgenommen werden kann. Wenn der Defekt sich ganz bis nach vorn zum Rande der Pupille erstreckt, kommt es zu einer Spaltbildung in der Iris, welche bei äufserlicher Besichtigung des Auges leicht auffällt. Die

beiden Hemmungsbildungen werden als Chorioideal- und Irisspalte (Coloboma chorioideae und Coloboma iridis) voneinander unterschieden.

Die Entwicklung des Sehnerven. Dadurch, dafs die primäre Augenblase durch die Anlage des Glaskörpers von unten her eingestülpt worden ist, steht der Augenblasenstiel (Fig. 297), der die Verbindung mit dem Zwischenhirn vermittelt, mit beiden Blättern des Bechers in direktem Zusammenhang. In das äufsere Blatt oder das Pigmentepithel der Retina geht seine dorsale Wand über, in das innere Blatt, welches zur Netzhaut wird, verlängert sich seine ventrale Wand. So hat die Entwicklung einer unteren Augenspalte, abgesehen von der Anlage des Glaskörpers, auch noch eine Bedeutung dafür, dafs Retina und Sehnerv in direkter Verbindung bleiben. Denn wenn wir uns die Augenblase allein an ihrer vorderen Fläche durch die Linse eingestülpt denken, so würde die Wandung des Sehnerven sich nur in das äufsere, nicht eingestülpte Blatt fortsetzen, dagegen mit der Retina selbst oder dem eingestülpten Teil ohne direkten Zusammenhang sein.

Ursprünglich stellt der Sehnerv eine Röhre mit enger Höhlung dar, welche den Hohlraum der Augenblase mit dem dritten Ventrikel verbindet (Fig. 294). Allmählich geht er in einen soliden Strang über. Bei den meisten Wirbeltieren geschieht dies einfach in der Weise, dafs die Wandungen des Stiels durch Wucherung der Zellen sich verdicken, bis der Hohlraum zum Schwund gebracht ist. Bei den Säugetieren wird in dieser Art nur der gröfsere, an das Gehirn grenzende Abschnitt umgeändert, der kleinere, an die Augenblase sich ansetzende Teil wird eingestülpt, indem sich die Augenspalte noch eine Strecke weit nach rückwärts verlängert und die ventrale gegen die dorsale Wand eindrückt. Hier nimmt demnach der Sehnerv die Form einer Rinne an, in welche sich ein bindegewebiger Strang einbettet mit einem Blutgefäfs, das zur Arteria centralis retinae wird. Das Gefäfs wird später durch Verwachsung der Rinnenränder ganz in das Innere aufgenommen.

Eine Zeitlang besteht der Sehnerv einzig und allein aus spindeligen, geschichteten, radiär gestellten Zellen und gleicht in seinem feineren Aufbau der Wandung des Gehirns und der Augenblase. Über seine weiteren Umwandlungen und vor allen Dingen über die Entstehung der Nervenfasern in ihm machen sich ähnliche verschiedene Ansichten wie über die Entstehung der peripheren Nervenfasern geltend. Indessen geht die Meinung der meisten Forscher dahin, dafs die Nervenfasern als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen der Retina entstehen und im Sehstiel, den sie gewissermafsen als Leitbahn benutzen, und dessen Zellen nur ein Gliagerüst liefern sollen, nach dem Gehirn zu auswachsen.

Nach aufsen wird der embryonale Sehnerv von einer Bindegewebshülle umgeben, die sich wie am Gehirn und sekundären Augenbecher in eine innere weiche, blutgefäfsreiche und in eine äufsere derbfaserige Schicht sondert. Die erstere oder die Pialscheide verbindet die weiche Hirnhaut und die Aderhaut des Auges, die letztere oder die Duralscheide ist eine Fortsetzung der Dura mater und geht am Augapfel in die Sclera über. Später gewinnt der Sehnerv eine noch

komplizierterе Struktur dadurch, dafs die Pialscheide mit gefäfshaltigen Fortsätzen in das Innere hineinwächst und die Nervenbündel ,und die ihnen zugeteilten, epithelialen Stützzellen mit bindegewebigen Umhüllungen versorgt.

3. Die Entwicklung der Hilfsorgane des Auges.

Mit dem Augapfel treten Hilfsapparate in Verbindung, die in verschiedener Weise zum Schutz der Hornhaut dienen: die Augenlider mit den MEIBOMschen Drüsen und den Wimpern, die Tränendrüse und der Tränenkanal.

Frühzeitig entwickeln sich das obere und das untere Augenlid, indem die Haut in einiger Entfernung vom Hornhautrande zwei über die Oberfläche hervorragende Falten bildet. Die Falten wachsen von oben und unten über die Hornhaut herüber, bis sie sich mit ihren Rändern berühren, und erzeugen so vor dem Augapfel den durch die Lidspalte geöffneten Conjunctivalsack. Bei manchen Säugetieren und ebenso beim Menschen kommt es während des embryonalen Lebens zu einem vorübergehenden Verschlufs desselben. Die Lidränder vereinigen sich in ganzer Ausdehnung und verwachsen mit ihrem Epithelüberzug. Beim Menschen beginnt die Verwachsung im dritten Monat und bildet sich meist kurze Zeit vor der Geburt wieder zurück, welchen Vorgang man als die Lösung der Augenlider bezeichnet. — Während der Verwachsung entwickeln sich an ihrem Rande beim Menschen die MEIBOMschen Drüsen. Die Zellen des Rete Malpighii fangen an zu wuchern und in die mittlere, bindegewebige Platte der Augenlider solide Zapfen zu treiben, die sich etwas später mit seitlichen Knospen bedecken. Eine Höhlung erhalten die anfangs vollständig soliden Drüsen dadurch, dafs die central gelegenen Zellen verfetten und sich auflösen. Zur gleichen Zeit etwa erfolgt auch die Anlage der Augenwimpern, welche mit der Entwicklung der gewöhnlichen Haare übereinstimmt und daher bei diesen in einem späteren Kapitel besprochen werden wird.

Bei den meisten Wirbeltieren gesellt sich zu dem oberen und dem unteren Augenlid noch ein drittes hinzu: die Nickhaut oder Membrana nictitans, welche sich an der inneren Seite des Auges als eine senkrechte Falte der Bindehaut (Conjunctiva) anlegt. Beim Menschen ist sie nur in verkümmertem Zustand als Plica semilunaris vorhanden. Eine Anzahl kleiner Drüsen, die sich in ihr entwickeln, bedingt ein kleines, rötliches Knötchen (die Caruncula lacrimalis).

Ein weiteres Hilfsorgan des Auges, welches dazu bestimmt ist, den Conjunctivalsack feucht und die vordere Fläche der Hornhaut rein zu erhalten, ist die Tränendrüse. Sie entwickelt sich beim Menschen im dritten Monat durch Sprossenbildung des Epithels des Conjunctivalsacks an der Aufsenseite des Auges an der Stelle, wo die Bindehaut des oberen Augenlides in die Bindehaut des Augapfels übergeht. Die Sprossen verzweigen sich vielfach, sind zunächst, wie die MEIBOMschen Drüsen, solid und höhlen sich nach und nach vom Hauptausführgang nach den feineren Zweigen zu aus.

Um das im Conjunctivalsack sich ansammelnde Sekret der verschiedenen Drüsen, vornehmlich aber die Tränenflüssigkeit, zu entfernen, hat sich ein besonderer Tränenausführapparat entwickelt, der von dem inneren Augenwinkel in die Nasenhöhle führt

und von den Amphibien an in allen Wirbeltierklassen vorgefunden wird. Bei den Vögeln, den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 303) ist die Stelle, an welcher sich der Tränenkanal anlegt, schon äufserlich frühzeitig gekennzeichnet durch eine Furche, welche vom inneren Augenwinkel zur Nasenhöhle führt. Durch sie werden zwei Wülste schärfer abgegrenzt, welche als Oberkieferfortsatz und als äufserer Nasenfortsatz bei der Bildung des Gesichts eine Rolle spielen, wo sie uns später noch weiter beschäftigen werden. Am Grund der Furche entsteht hierauf durch Wucherung der Epidermis eine Epithelleiste, die sich ablöst und später zu einem Kanal aushöhlt. Von den beiden Tränenröhrchen soll das obere auf das Anfangsstück der Epithelleiste zurückzuführen sein, während das untere aus dem oberen nachträglich hervorsprofst. (BORN, LEGAL.)



Fig. 303. **Modell des Vorderkopfs eines menschlichen Embryo von 10,5 mm Länge.** 12,5×. Nach PETER.

JR JACOBSONsche Rinne; *anf, inf* äufserer und innerer Nasenfortsatz, *ok*, *uk* Ober- und Unterkieferfortsatz, *pg* Processus globularis.

B. Die Entwicklung des Gehörorgans.

Die drei Hauptabschnitte, in welche man bei der anatomischen Beschreibung das Gehörorgan zerlegt, werden zweckmäfsigerweise auch bei der Darstellung seiner Entwicklungsgeschichte zur Einteilung benutzt. Wir besprechen daher die Entwicklung 1) des inneren Ohres, 2) des Mittelohres (Paukenhöhle und Ohrtrompete) und 3) des äufseren Ohres.

1. Die Entwicklung des inneren Ohres.

Das innere Ohr nimmt frühzeitig seinen Ursprung aus dem äufseren Keimblatt, also aus demselben Mutterboden, von welchem auch die Anlage des Centralnervensystems und das Sinnesepithel

Fig. 304. **Kopf eines menschlichen Embryo (7,5 mm Nackenlänge).** Aus HIS, Menschliche Embryonen.

Oberhalb der ersten Schlundspalte liegt das Ohrbläschen. In der Umgebung der Schlundspalte sieht man sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker, aus denen sich das äufsere Ohr entwickelt.



von allen übrigen Sinnesorganen abstammen. So grofs beim Erwachsenen seine Komplikation ist, welche ihm auch den Namen Labyrinth eingetragen hat, so einfach verhält sich seine früheste Anlage. Sie entsteht an der Rückenfläche des Embryo in der Gegend des Nachhirns (Fig. 270 *gb*), oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens (Fig. 304 oberhalb der Ziffer *3*). Hier verdickt sich das äufsere Keimblatt in einem kreis-

förmigen Bezirk und senkt sich alsbald zu einem **Hörgrübchen** ein (Fig. 305). Es läfst sich dieser Vorgang bei Hühner-Embryonen vom Ende des zweiten Brüttages an und bei 15 Tage alten Kaninchen-

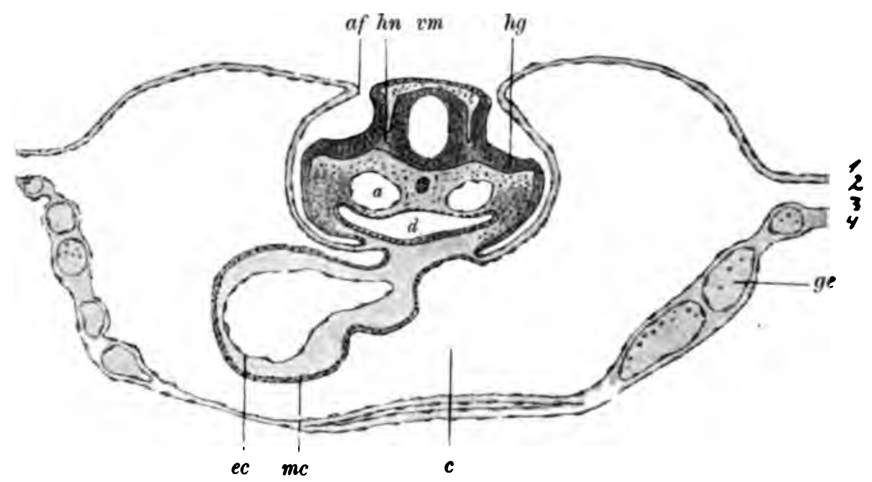


Fig. 305. **Querschnitt durch die Hörgrübchen eines Hühner-Embryo am zweiten Tage der Bebrütung.**
hg Hörgrübchen, *vm* verlängertes Mark, *hn* Anlage des Hörnerven und Ganglion acusticum zwischen Hörgrübchen und verlängertem Mark, *a* die primitiven Aorten, *d* Kopfdarmhöhle, *ec* Endothelhäutchen des Herzens (Endokard), *mc* Anlage der Muskelwand des Herzens, *c* Keimblasencoelom, *ge* Gefäfse in der Wand des Dottersackes, *af* Amnionfalte, *1* äufseres Keimblatt, *2* Hautfaserblatt, *3* Darmfaserblatt, *4* Darmdrüsenblatt.

Embryonen auf das leichteste verfolgen. Das Hörgrübchen liegt der Wand des verlängerten Markes fast unmittelbar an und ist an seinem Grund mit ihr durch einen kurzen, faserigen Strang, welcher auch viele Zellen einschliefst, verbunden. Der Strang (*hn*) ist die schon auf diesem frühen Stadium deutlich ausgeprägte Anlage des Hörnerven mit dem Ganglion acusticum.

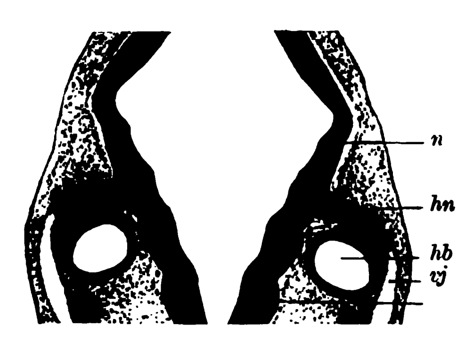


Fig. 306. **Frontalschnitt durch die Gegend des verlängerten Markes und durch die Hörbläschen des in Fig. 160 abgebildeten menschlichen Embryo, dessen Augenanlage in Fig. 294 dargestellt ist.**
n verlängertes Mark mit gut ausgeprägten Neuromeren, *hn* Hörnerv, *hb* Hörbläschen, *vj* Vena jugularis.

Nach kurzem Bestand wandelt sich das Epithelgrübchen zu einem Hörbläschen um, indem seine Einstülpungsränder einander entgegenwachsen und verschmelzen (Fig. 276 *hb*). Ein solches (Fig. 306 *hb*) zeigt auch der vierwöchige menschliche Embryo, mit dessen Augenanlage wir schon früher durch Fig. 294 bekannt geworden sind.

In seiner ersten Anlage gleicht das Gehörorgan der Wirbeltiere im höchsten Grade den Einrichtungen, welche bei den meisten Wirbellosen als

Gehörorgane gedeutet werden. Es sind dies unter der Haut gelegene, mit Endolymphe gefüllte Bläschen, welche ihre Entwicklung ebenfalls von der Epidermis nehmen. Sie sind im Innern von Epithel ausgekleidet, welches aus zwei verschiedenen Arten von Zellen besteht: erstens aus niedrigen, platten Elementen, die gewöhnlich flimmern und dadurch die Flüssigkeit im Innern des Bläschens in Bewegung setzen, und zweitens aus längeren, cylindrischen oder fadenförmigen Hörzellen mit steifen Haaren, die in die Endolymphe hineinragen und, meistens zu Gruppen vereint, eine Macula oder Crista acustica herstellen. Zu allen Hörbläschen der Wirbeltiere tritt ferner ein Nerv heran, welcher an den Sinneszellen mit feinen Fäserchen endet. Endlich findet sich noch als eine charakteristische Bildung ein fester,

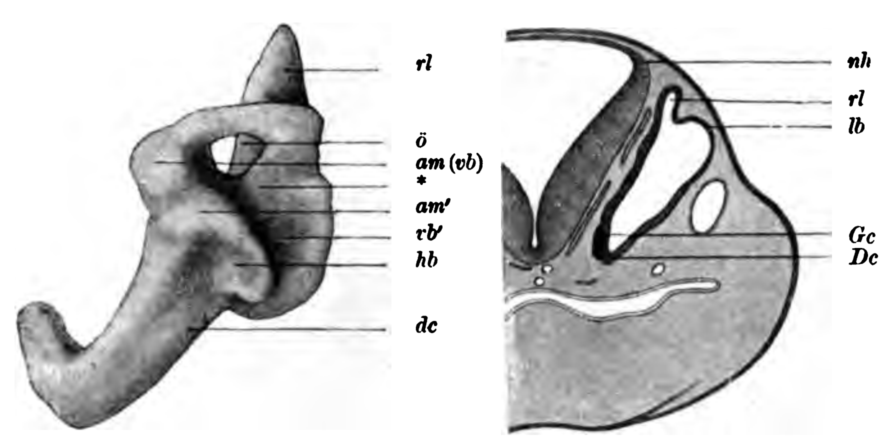


Fig. 307. Fig. 308.

Fig. 307. **Häutiges Labyrinth der linken Seite eines Schweine-Embryo.** Nach einem Wachsmodell von R. Krause.

rl Recessus labyrinthi, *dc* Ductus cochlearis (häutiger Schneckengang), *hb* Tasche, aus der sich der horizontale Bogengang entwickelt, *am'* Erweiterung der Tasche, die zur Ampulle des horizontalen Bogenganges wird, *am* (*vb*) *vb'* * gemeinsame Tasche, aus der sich die beiden vertikalen Bogengänge bilden, *am* (*vb*) Erweiterung der gemeinsamen Tasche, aus der die Ampulle des vorderen vertikalen Bogenganges entsteht. In der Tasche ist die Öffnung (*ö*) entstanden, durch die man den Recessus labyrinthi hindurch erblickt. * Strecke der Tasche, die zum gemeinsamen Einmündungsschenkel (Sinus superior) wird. *vb'* Teil der gemeinsamen Tasche, der den hinteren vertikalen Bogengang liefert.

Fig. 308. **Senkrechter Durchschnitt durch die Labyrinthblase eines Schaf-Embryo von 1,3 cm Länge.** 30fach vergröfsert. Nach Böttcher.

nh Wand des Nachhirns, *rl* Recessus labyrinthi, *lb* Labyrinthbläschen, *Gc* Ganglion cochleare, welches einem Teil des Labyrinthbläschens (*Dc*) anliegt, der zum Schneckengang auswächst.

kristallinischer Körper vor, der Hörstein oder Otolith, der mitten in der Endolymphe schwebt und durch den Schlag der Flimmerhaare gewöhnlich in eine vibrierende Bewegung versetzt wird. Er besteht aus Kristallen von phosphor- oder kohlensaurem Kalk.

Bei den Wirbeltieren wandelt sich das Hörbläschen, das in der ersten Anlage, wie wir gesehen haben, mit dem Gehörorgan der Wirbellosen übereinstimmt, durch Metamorphosen, bei denen **Faltenbildungen und Abschnürungen** die Hauptrolle spielen, in ein sehr kompliziertes Gebilde, das häutige Labyrinth, um, dessen Ent-

stehung ich für die Säugetiere näher beschreiben werde. Bald nach seiner Abschnürung von der Epidermis erhält es eine nach oben gerichtete kleine Hervorragung, den Labyrinthanhang (Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus [Fig. 308 *rl*]); auch beginnt es jetzt mehr in die Länge zu wachsen und noch etwas später sich nach abwärts in einen kegelförmigen Fortsatz (*dc*), die erste Anlage des Schneckenganges (Ductus cochlearis), zu verlängern. Derselbe ist nach dem Gehirn zu (Fig. 309 *nh*) ein wenig eingekrümmt und liegt mit seiner konkaven Seite dem schon oben erwähnten Hörnerven dicht an, der mittlerweile sich auch weiter entwickelt hat und an dieser Stelle eine gangliöse Anschwellung (*gc*) zeigt.

Zur besseren Übersicht der folgenden Darstellung wird es dienen, wenn wir jetzt eine obere und eine untere Abteilung am

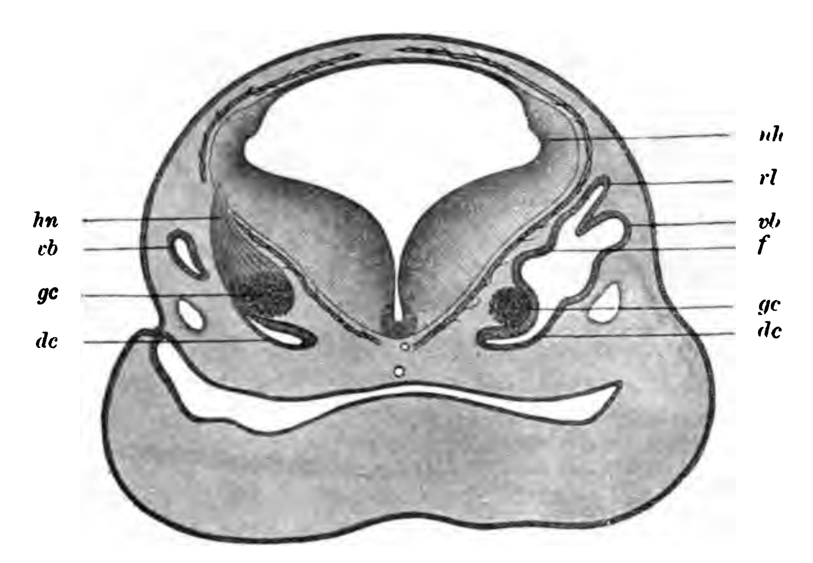


Fig. 309. **Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 cm langen Schaf-Embryo in der Gegend der Labyrinthblase.** Auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nach vorn fallender. Nach Böttcher.

hn Hörnerv, *vb* vertikaler Bogengang, *gc* Ganglion cochleare (spirale), *dc* Ductus cochlearis, *f* einspringende Falte, wodurch die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird, *rl* Recessus labyrinthi, *nh* Nachhirn.

Labyrinth unterscheiden. Zwar sind dieselben noch nicht deutlich voneinander abgegrenzt, werden aber auf späteren Stadien durch eine nach innen vorspringende Falte (Fig. 309, 310, 311 *f*) immer schärfer gesondert.

Die obere Abteilung (pars superior) liefert den Utriculus mit den halbkreisförmigen Kanälen. Von diesen entstehen am frühesten die beiden senkrecht gestellten Kanäle, während der horizontal liegende eine etwas spätere Bildung ist. Wie an den verschiedenen Durchschnitten (Fig. 309 u. 310), noch besser aber an dem durch Rekonstruktion gewonnenen Modell (Fig. 307) zu erkennen ist. entwickeln sich die halbkreisförmigen Kanäle dadurch, dafs von der Blasenwand mehrere Ausstülpungen hervorgetrieben

werden, welche die Form von dünnen Taschen oder Scheiben (*hb*, *vb*) und einen halbkreisförmigen Umrifs besitzen. An jeder derartigen Ausstülpung weitet sich nun der Randteil in bedeutenderem Mafse aus, während im übrigen Bezirke die beiden Epithelblätter sich fest aufeinanderlegen und zu verkleben beginnen. Infolge dieses einfachen Vorganges erhält man einen halbkreisförmigen Kanal, der an zwei Stellen mit dem ursprünglichen Hohlraum des Bläschens kommuniziert und sich an einer der Mündungen frühzeitig zur Ampulle ausweitet (Fig. 307 *am* u. *am'*). Bald verschwindet der mittlere Teil, in welchem die Verklebung stattgefunden hat, indem das Epithelhäutchen durch Wucherung des Bindegewebes durchbrochen wird (Fig. 307 *ö*). Zwischen der Entwicklung des horizontalen und der beiden vertikalen Bogengänge besteht eine interessante, von R. Krause entdeckte Verschiedenheit. Während nämlich der horizontale Bogengang für sich als eine kleine Tasche angelegt wird (Fig. 307 *hb*), nehmen die beiden vertikalen Gänge aus einer einzigen gröfseren, taschenförmigen Anlage (Fig. 307 *am* [*vb*] * *vb'*) gemeinsam ihren Ursprung. An der grofsen Tasche legen sich an zwei verschiedenen Stellen die Wandungen aufeinander und verschmelzen. An einer dieser Stellen hat sich an dem Präparat, nach welchem das Modell (Fig. 307) rekonstruiert worden ist, schon eine Öffnung (*ö*) in der Tasche durch Resorption der verlöteten Epithelstrecke gebildet, während an der zweiten Stelle (*vb'*) die Epithelmembran noch erhalten ist. Zwischen den verklebten Teilen der Tasche bleibt eine mittlere Strecke, die mit einem Stern im Modell bezeichnet ist, offen und wird zum gemeinsamen Ausmündungsschenkel (Sinus superior) der beiden vertikalen Bogengänge. Was von der oberen Abteilung des Hörbläschens übrig bleibt, nachdem aus seiner Wandung die drei halbkreisförmigen Kanäle hervorgewuchert sind, nennen wir den Utriculus (Fig. 310—312 *U*).

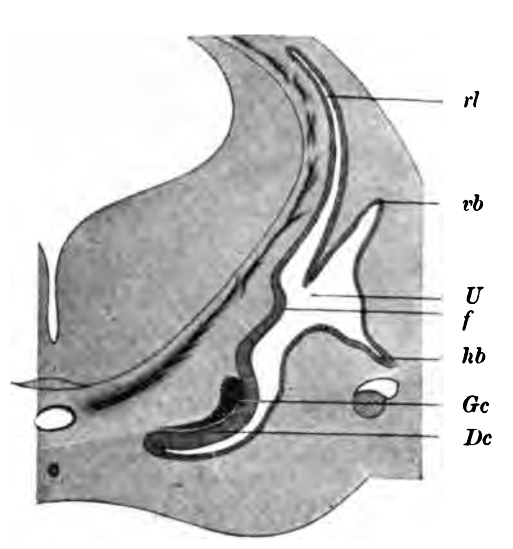


Fig. 310. **Querschnitt durch eine Kopfhälfte eines Schaffoetus von 2 cm Länge in der Gegend des Labyrinths.** 30fach vergröfsert. Nach Böttcher.
rl Recessus labyrinthi, *vb*, *hb* vertikaler, horizontaler Bogengang, *U* Utriculus, *f* einspringende Falte, durch welche die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird, *Dc* Ductus cochlearis, *Gc* Ganglion cochleare.

Währenddem gehen nicht minder bedeutungsvolle und eingreifende Veränderungen auch an dem unteren Teile der Labyrinthblase vor sich und führen zur Entstehung des Sacculus und der Schnecke. Die untere Abteilung (Fig. 311 *S*) grenzt sich durch eine immer tiefer werdende Einschnürung (*f*) gegen den Utriculus (*U*) ab und bleibt schliefslich mit ihm nur noch durch ein sehr

enges Röhrchen (Canalis utriculo-saccularis) in Verbindung (Fig. 312 *R*). Da die Einschnürung gerade die Stelle des Labyrinthbläschens trifft, von welcher der Labyrinthanhang entspringt, so kommt später die Einmündung des letzteren in den Bereich des Canalis utriculo-saccularis, etwa in seine Mitte, zu liegen (Fig. 312 *R*). Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Labyrinthanhang an seinem Ursprung sich in zwei feine Röhrchen spaltet, von denen das eine in den Sacculus, das andere in den Utriculus führt.

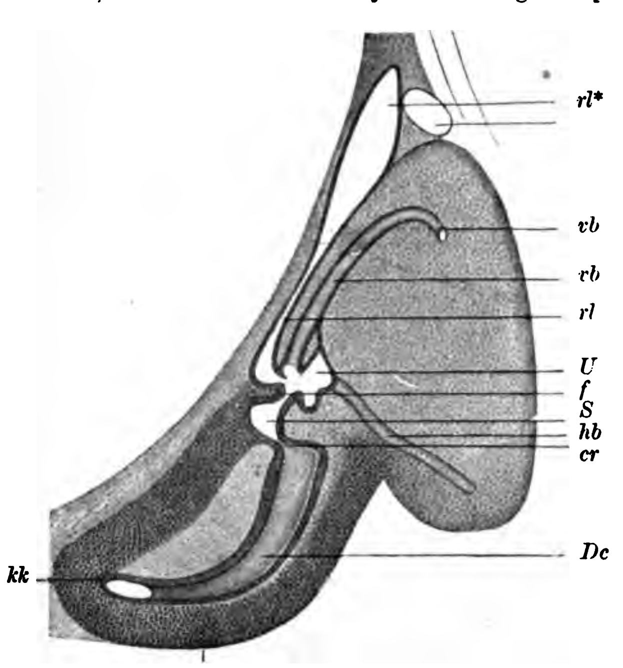


Fig. 311. **Nach zwei Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,6 cm langen Schaf-Embryo.** Nach BÖTTCHER.
rl Recessus labyrinthi, *rl** ampullenartige Erweiterung desselben, *vb*, *hb* vertikaler, horizontaler Bogengang, *U* Utriculus, *S* Sacculus, *f* Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird, *cr* Canalis reuniens, *Dc* Ductus cochlearis, *kk* Knorpelkapsel der Schnecke.

Durch eine zweite, tiefe Einschnürung (Fig. 311, 312) sondert sich der Sacculus (*S*) von dem noch in Entwicklung begriffenen Schneckengang (*D c*); und auch hier erhält sich noch ein Zusammenhang nur durch ein sehr dünnes Verbindungskanälchen (*cr*), den Canalis reuniens (HENSEN). Der Schneckengang selbst wächst bedeutend in die Länge und beginnt sich dabei in dem weichen Gallertgewebe in Spiraltouren aufzurollen, und zwar so, dafs er beim Menschen $2^1/_2$ Windungen beschreibt (Fig. 312 *C*). Indem die erste Windung die gröfste ist und die nächsten immer enger werden, gewinnt er Ähnlichkeit mit dem Gang eines Schneckengehäuses. Eine plastische Vorstellung vom häutigen Labyrinth, das schliefslich aus den Umwandlungen des einfachen Hörbläschens hervorgegangen ist, gibt das in Fig. 313 abgebildete, von einem 10 cm langen Schweine-Embryo angefertigte Wachsmodell.

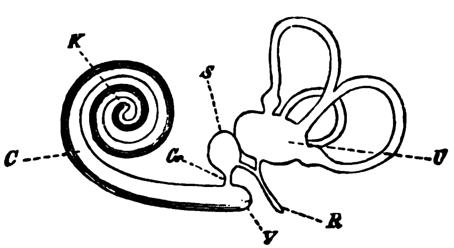


Fig. 312. **Schema zur Erläuterung des ausgebildeten häutigen Labyrinths.**
U Utriculus, *S* Sacculus, *Cr* Canalis reuniens, *R* Recessus labyrinthi, Labyrinthanhang, *C* Schnecke, *K* Kuppelblindsack, *V* Vorhofsblindsack des Schneckenkanals.

Mit den äufseren Formveränderungen des Bläschens gehen

auch Veränderungen in der Beschaffenheit seines Epithels einher. Es sondert sich in die indifferenten, nur als Überzug dienenden Epithelzellen und in die eigentlichen Hörzellen. Die ersteren platten sich ab, werden kubisch oder schüppchenartig und überziehen den gröfsten Teil der Oberfläche des Labyrinths. Die Hörzellen dagegen verlängern sich, werden cylindrisch und spindelförmig und erhalten auf der freien Oberfläche Haare, die in die Endolymphe hineinragen. Dadurch, dafs das Bläschen sich in die verschiedenen Abteilungen sondert, wird auch das Hörepithel in ebenso viele einzelne Flecke zerlegt, zu denen sich dann der Hörnerv begibt; es zerfällt in je eine Macula acustica im Sacculus und Utriculus, in je eine Crista acustica in den Ampullen und in eine besonders kompliziert gestaltete Endigung im Schneckengang. Hier wächst es zu einem langen, spiraligen Bande aus, das unter dem Namen des CORTIschen Organes bekannt ist. Ebenso wird der ursprünglich einfache Hörnerv mit der Sonderung des Hörepithels in Maculae, Cristae und CORTIsches Organ in einzelne Äste aufgelöst, in den N. vestibuli, der wieder in verschiedenen Zweigen zu den Maculae und Cristae tritt, und den N. cochleae. Auch das zum Hörnerv gehörige, ursprünglich einfache Ganglion acusticum wird in zwei Abschnitte getrennt. Der dem N. vestibuli zugeteilte Abschnitt liegt bei Erwachsenen vom Endgebiet weiter entfernt, als Intumescentia gangliiformis Scarpae im inneren Gehörgang; der zum N. cochleae gehörige Teil dagegen ist beim Embryo der Anlage des Schneckenganges eng verbunden (Fig. 309, 310 *Gc*) und wächst in demselben Mafse, wie sich dieselbe vergröfsert, zu einem dünnen Bande aus, welches unter dem Namen des Ganglion spirale bekannt ist (Fig. 316 *Gsp*).

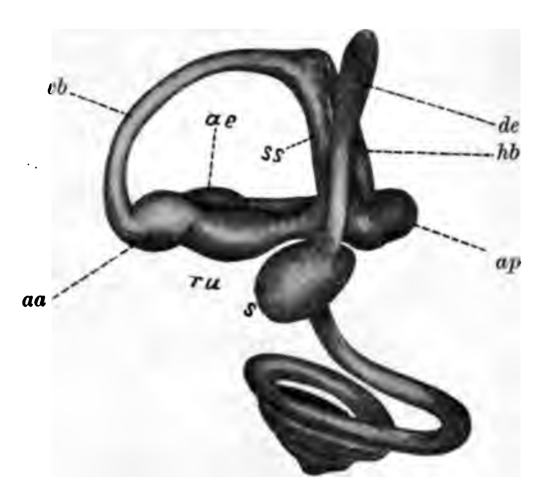


Fig. 313. **Modell vom Labyrinth eines Schweine-Embryo von ca. 100 mm N. St. L.** Medialansicht nach R. KRAUSE.
ss Sinus superior, *ru* Recessus utriculi, *ae* äufsere Ampulle, *aa* u. *ap* vordere und hintere Ampulle, *de* Ductus endolymphaticus, *vb* u. *hb* vorderer und hinterer Bogengang, *s* Sacculus.

Um die Bildungsgeschichte des inneren Ohres zu vollenden, bleibt uns jetzt noch zu verfolgen, in welcher Weise sich aus dem Gallertgewebe, das die aus dem Hörbläschen entstandenen epithelialen Teile ringsum einschliefst, das knöcherne Labyrinth und die perilymphatischen Räume entwickeln. Es findet hier Ähnliches statt wie bei der Entwicklung des Nervenrohrs und des Auges, bei denen sich auch im Anschlufs an die epithelialen Teile die bindegewebige Umgebung in besonderer Weise umgestaltet. Die Vergleichung läfst sich bis in Einzelheiten durchführen. Wie das Nervenrohr und der epitheliale Augenbecher, so werden auch die vom primitiven Hör-

bläschen herrührenden Abschnitte zunächst von einer weichen, blutgefäfsführenden Bindegewebsschicht umhüllt. Der Pia mater des Gehirns entspricht die Gefäfshaut des Auges und die weiche Ohrkapsel oder die bindegewebige Wand des häutigen Labyrinths. Um alle drei Organe hat sich dann eine feste Hülle nach aufsen zum Schutze entwickelt: am Gehirn die Dura mater mit der Schädelkapsel, am Auge die Faserhaut (Sclera), am Gehör das knöcherne Labyrinth mit seinem Periost. Dazu gesellt sich noch eine dritte beachtenswerte Übereinstimmung. In allen drei Fällen sind die weichen und festen Umhüllungen durch mehr oder minder weite Spalträume getrennt, welche zum Lymphsystem hinzuzurechnen sind. Am Nervenrohr begegnen wir dem Subdural- und Subarachnoidealraum, am Auge dem Perichorioidealspalt, am Gehörorgan den perilymphatischen Räumen, die an der Schnecke den besonderen Namen der Treppen (Scalae) (Fig. 316 *ST* u. *SV*) erhalten haben.

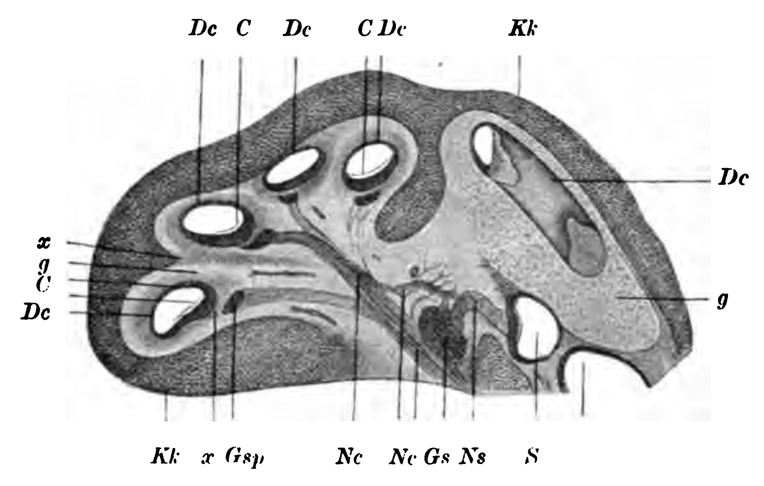


Fig. 314. **Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 cm langen Schaf-Embryo.** 30fach vergröfsert. Nach Böttcher.

Kk Knorpelkapsel der Schnecke, *S* Sacculus mit dem hinzutretenden Nerven (*Ns*), *Gs* das mit dem Schneckennerven (*Nc*) in Verbindung stehende Ganglion, aus welchem Nervenfasern (*Ns*) für den Sacculus entspringen, *Gsp* Ganglion spirale, *Dc* Ductus cochlearis, *C* Cortisches Organ desselben, *g* Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis, *x* dichtere Bindegewebsschichten.

Im einzelnen vollzieht sich die Bildung der Hüllen in folgender Weise: Bald nach seiner Abschnürung vom Hornblatt breitet sich um das Hörbläschen ringsum ein zellenreiches Mesenchym, die häutige Ohrkapsel, aus. Allmählich sondert sie sich in zwei Lagen (Fig. 311 u. 314). In der Umgebung der epithelialen Kanäle nimmt die weiche Zwischensubstanz zwischen den Zellen zu, die teils sternförmig, teils spindelig werden und im ersten Fall längere Ausläufer nach verschiedenen Richtungen entsenden. Es entsteht hier die als Schleim- oder Gallertgewebe (Fig. 314 u. 316 *g*) bekannte Modifikation der Bindesubstanz, in der auch einzelne Blutgefäfse ihren Weg nehmen. Nach aufsen davon bleiben die Zellen kleiner und dichter zusammengedrängt und sind durch dünne Scheidewände einer festeren Zwischensubstanz voneinander getrennt. Indem diese zu-

nimmt, gewinnt das Gewebe bald den Charakter des embryonalen Knorpels (*Kk*).

Die weiteren Veränderungen sind für die Bogengänge, den Utriculus und Sacculus und den Schneckenkanal gesondert zu verfolgen. Die epithelialen halbkreisförmigen Kanäle liegen nicht genau in der Mitte der von Gallertgewebe ausgefüllten Hohlräume, sondern so, dafs sie mit ihrem konvexen Rande an den Knorpel fast unmittelbar anstofsen, an der konkaven Seite dagegen von ihm durch eine dickere Gallertschicht getrennt werden (Fig. 315). Diese sondert sich in drei Lagen: in eine mittlere, in welcher die gallertige Zwischensubstanz erheblich zunimmt und dabei mehr und mehr flüssig wird, und in zwei dünne Grenzlagen, die sich in fibrilläres Bindegewebe umwandeln. Von diesen verbindet sich die eine innig mit dem Epithelrohr, zu dessen Ernährung sie dient, indem sich in ihr ein dichtes Blutgefäfsnetz ausbreitet, die andere liegt der Innenfläche der knorpeligen Umhüllung an, zu deren Perichondrium sie wird. Das Gallertgewebe der mittleren Lage ist nur von kurzem Bestand. Bald zeigt es Merkmale einer beginnenden Rückbildung. Die sternförmigen Zellen werden mit Fettkörnchen in der Umgebung ihrer Kerne und in ihren langen Ausläufern erfüllt und zerfallen später. In der gallertigen Grundsubstanz bilden sich durch eine immer mehr zunehmende Erweichung kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Räume; sie vergröfsern sich und verschmelzen darauf untereinander, bis schliefslich zwischen der bindegewebigen Hülle und dem Perichondrium ein grofser, mit **Perilymphe erfüllter Raum** entstanden ist. Hier und da gehen bindegewebige Stränge von einer Bindegewebsschicht zur anderen und dienen als Brücke den Nerven und Blutgefäfsen, welche sich zum häutigen Bogengang begeben. Eine letzte Veränderung tritt endlich noch an der knorpeligen Umhüllung ein, indem sie durch endochondrale Verknöcherung in Knochensubstanz übergeführt wird. Somit sind nun die häutigen in die knöchernen Bogengänge eingeschlossen, welche das vergröfserte Abbild der ersteren sind.

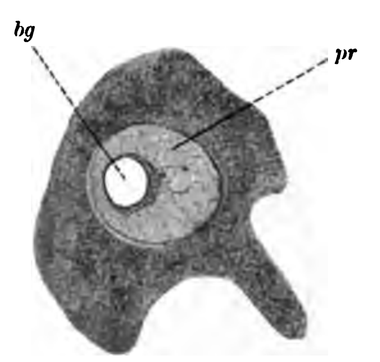


Fig. 315. **Schnitt durch den Bogengang eines Hunde-Embryo.** Nach R. Krause.

bg Bogengang, *pr* perilymphatischer Raum, der noch mit Gallertgewebe ausgefüllt ist.

Entsprechende Veränderungen vollziehen sich in der Umgebung von Utriculus und Sacculus und führen 1) zur Entstehung eines perilymphatischen Hohlraumes, der mit den perilymphatischen Hohlräumen der Bogengänge in Verbindung steht, und 2) zur Entstehung einer knöchernen Umhüllung, welche den Vorraum oder das Vestibulum begrenzt und den mittleren Abschnitt des knöchernen Labyrinths darstellt.

In komplizierterer Weise verändert sich die Umhüllung des epithelialen Schneckengangs, welche zur knöchernen Schnecke mit ihren Treppen wird. Sie ist zur Zeit, wo der Gang (Fig. 311 *Dc*) nur eine halbe Spiralwindung beschreibt, schon in eine innere, weiche und in eine äufsere, festere Schicht, die zum Knorpel (*kk*) wird, ge-

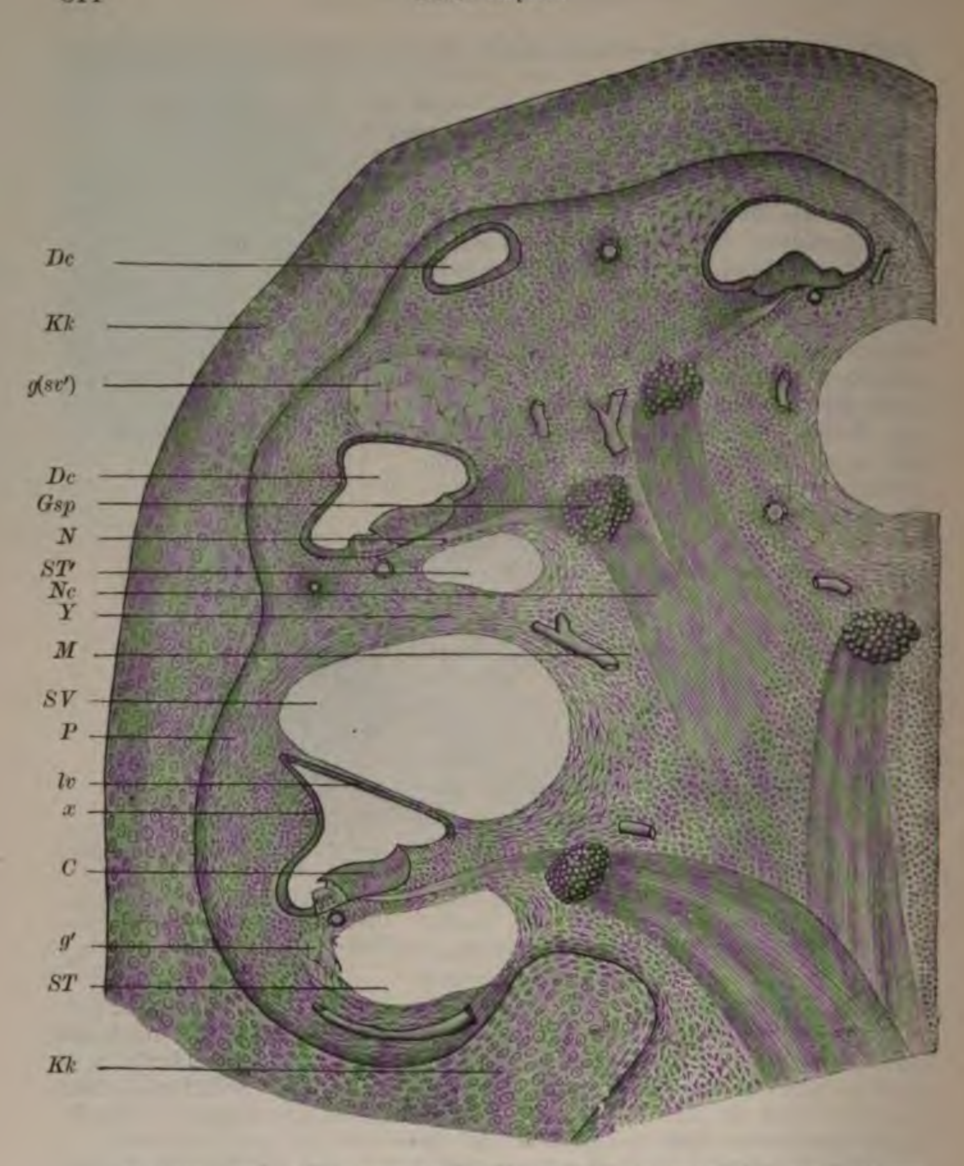


Fig. 316. **Teil eines Durchschnitts durch die Schnecke eines 9 cm langen Katzen-Embryo.** Nach Böttcher.

Kk Knorpelkapsel, in welcher der Schneckengang sich in Spiraltouren aufgewunden hat, *Dc* Ductus cochlearis, *C* die beiden Epithelwülste der tympanalen Wand, von welcher der breitere die Membrana tectoria absondert, der kleinere, von der Schneckenachse weiter abgelegene Wulst sich in das Cortische Organ umwandelt. *lv* Lamina vestibularis, *x* äufsere Wand des häutigen Schneckengangs mit Ligamentum spirale, *SV* Scala vestibuli, Vorhofstreppe, *ST*, *ST'* Scala tympani, Paukentreppe, *g* Gallertgewebe, welches noch die letzte Windung der Scala vestibuli (*sv'*) ausfüllt, *g'* Rest des noch nicht verflüssigten Gallertgewebes, *M* festeres Bindegewebe in der Umgebung des Schneckennerven (*Nc*), *Gsp* Ganglion spirale, *N* zum Cortischen Organ in der späteren Lamina spiralis ossea herantretender Nerv, *Y* dichtere Bindegewebsschicht, die verknöchert und den knöchernen Schneckengang begrenzen hilft, *P* Perichondrium.

sondert. Die Knorpelkapsel (Fig. 314 *Kk*), die mit der knorpeligen Masse der übrigen Teile des Labyrinths zusammenhängt und mit ihnen einen Teil der Anlage des Felsenbeins ausmacht, schliefst später eine linsenförmige Höhle ein und besitzt eine weite Öffnung für den Schneckennerv (Fig. 314 *Nc*). Eine Ähnlichkeit mit einem Schneckengehäuse ist noch nicht zu erkennen. Sie tritt erst allmählich ein und wird durch zwei Momente hervorgerufen, durch Auswachsen des epithelialen Ganges und durch Sonderung des ihn umhüllenden Gewebes in flüssige und in fester werdende Teile.

Beim Auswachsen beschreibt der epitheliale Schneckengang in seiner Kapsel die schon früher erwähnten, in Fig. 316 auf dem Querschnitt getroffenen Spiralwindungen (*Dc*), wobei er immer der Innenfläche der Kapsel (*Kk*) ziemlich dicht angeschmiegt bleibt. In der Mitte seiner Windungen, mithin in der Achse der Kapsel, steigt der Schneckennerv (*Nc*) von der Eintrittsöffnung aus gerade in die Höhe, gibt zahlreiche seitliche Äste ab zur konkaven Seite des Schneckengangs (*Dc*), wo sie zum Ganglion (*Gsp*) anschwellen, welches jetzt gleichfalls zu einem spiralen Bande mit ausgewachsen ist. Dem Verlauf der Nerven haben sich auch die ernährenden Blutgefäfse angeschlossen. Wenn die Entwicklung so weit fortgeschritten ist, bedarf es nur noch einer histologischen Sonderung im weichen Mesenchym, welches die Knorpelkapsel ausfüllt, um die noch fehlenden Teile des ausgebildeten Schneckengehäuses, die Schneckenachse (Modiolus), die Lamina spiralis ossea, den knöchernen Schneckengang, die Vorhofs- und die Paukentreppe, zum Vorschein zu bringen (Fig. 316). Wie in der Umgebung der Bogengänge, des Utriculus und des Sacculus, sondert sich das Mesenchym in festere, faserig werdende Bindesubstanz und in ein immer weicher werdendes Gallertgewebe (*g*). Faserige Bindesubstanz entwickelt sich erstens in der Umgebung der in die Knorpelkapsel eintretenden Nerven- (*Nc*) und Blutgefäfsstämme und liefert die Grundlage der späteren, knöchernen Schneckenachse (*M*); zweitens liefert sie eine Umhüllung der von der Achse zum epithelialen Schneckengang hinziehenden Nervenfasern (*N*), Ganglienzellen (*Gsp*) und Blutgefäfse und stellt eine Bindegewebsplatte dar, die später zur Lamina spiralis ossea verknöchert. Drittens überzieht sie in dünner Schicht den epithelialen Schneckengang, an welchem sie zur Ausbreitung der Blutgefäfse dient, und wird mit ihm als häutiger Schneckengang zusammengefafst. Viertens kleidet sie die Innenfläche der Knorpelkapsel als Perichondrium (*P*) aus. Fünftens endlich bildet sich eine Bindegewebsplatte (*Y*) zwischen der spiralen Knorpelleiste, die, wie oben beschrieben, von der Kapsel nach innen vorspringt, und der bindegewebigen Schneckenachse (*M*). Sie spannt sich zwischen den einzelnen Windungen des häutigen Schneckengangs aus, so dafs der letztere nunmehr in einen weiteren Kanal, dessen Wandung teils knorpelig, teils häutig ist, zu liegen kommt. Der Kanal ist die Grundlage des knöchernen Schneckengangs.

Der nicht in fibrilläres Bindegewebe umgewandelte Rest des Mesenchyms wird Gallertgewebe (*g* u. *g'*). Es bildet zwischen den eben aufgezählten Teilen zwei spirale Streifen, von denen der eine oberhalb des häutigen Schneckengangs und der häutigen Lamina spiralis, der andere unterhalb von ihnen gelegen ist. Die Streifen nehmen daher die Stelle der Vorhofstreppe (*SV*) und der Paukentreppe (*ST*) ein. Die Treppen entstehen, noch ehe der Verknöcherungs-

prozefs beginnt, genau in derselben Weise, wie sie für die perilymphatischen Räume in der Umgebung der Bogengänge und des Vestibulum auf S. 313 beschrieben wurde. Die Fig. 316 zeigt uns ein Stadium, in welchem an der Schneckenbasis die perilymphatischen Räume (*SV* u. *ST*) angelegt und nur noch geringe Reste Gallertgewebe (*g'*) vorhanden sind, während an der Schneckenspitze der Verflüssigungsprozefs des Gallertgewebes (*g*) noch nicht erfolgt ist. — Seiner Vollendung wird der verwickelte Aufbau der Schnecke schliefslich mit Eintritt des Verknöcherungsprozesses entgegengeführt. Dieser vollzieht sich in einer zweifachen Weise. Einmal wird die Knorpelkapsel auf endochondralem Wege, wie das ganze knorpelige Felsenbein, von dem sie einen kleinen Teil ausmacht, in eine spongiöse Knochensubstanz umgewandelt. Zweitens verknöchern auf direktem Wege die oben angeführten, faserigen Bindegewebslagen, die Scheidewände der Schneckenkanäle, die bindegewebige Achse oder der Modiolus und die Lamina spiralis. Gleichzeitig werden kompakte Knochenlamellen von innen her auf das spongiöse, aus der Knorpelkapsel entstandene Gewebe vom ursprünglichen Perichondrium, das zum Periost wird, abgeschieden. Infolgedessen läfst sich auch die knöcherne Schneckenkapsel in jüngeren Lebensjahren leicht aus dem lockeren Knochengewebe endochondralen Ursprungs herausschälen.

2. Die Entwicklung des Mittelohrs.

Die Paukenhöhle und Eustachische Röhre, Trommelfell und Gehörknöchelchen, welche in der Reihe der Wirbeltiere nur bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren vorgefunden werden, nehmen bei ihnen in der Region der schon früher besprochenen Schlundspalten und Schlundbogen ihren Ursprung. Während die letzteren Gebilde bei den wasserbewohnenden Wirbeltieren, den Fischen, sich ansehnlich entfalten, der Kiemenatmung dienen und dauernd bestehen bleiben, verkümmern sie frühzeitig bei den höheren Wirbeltieren und dem Menschen, wobei Teile von ihnen in anderer Form eine Verwendung im Organismus finden. So tritt namentlich die erste Schlundspalte mit ihrer Umgebung in den Dienst des Gehörorgans. Eine Beziehung zwischen beiden ist ja schon dadurch angebahnt, dafs das Gehörbläschen sich, wie schon früher bemerkt wurde, oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens von der Epidermis abschnürt und dann auch während seiner Umwandlung zum häutigen Labyrinth in ihrer nächsten Nachbarschaft liegen bleibt. Bald nach ihrer Anlage schliefst sich die erste Schlundspalte durch Verwachsung ihrer Ränder. (Vergl. S. 180.) Der Verschlufs wird noch dadurch ein festerer und vollkommenerer, dafs auch eine Bindegewebsschicht zwischen innere und äufsere Epithelplatte hineinwächst. Zu beiden Seiten derselben erhalten sich Reste der ersten Schlundspalte als mehr oder minder tiefe Buchten, eine innere, nach der Rachenhöhle zu gelegene und eine äufsere, die von Wülsten des ersten und zweiten Schlundbogens umfafst wird.

Die innere Bucht, die als Canalis oder Sulcus tubo-tympanicus (pharyngo-tympanicus) bezeichnet wird, ist wie das Spritzloch zwischen N. trigeminus und N. acustico-facialis gelagert. Sie wird zum Mittelohr; sie vergröfsert sich durch eine nach oben, aufsen und hinten gerichtete Aussackung. Diese schiebt sich zwischen Labyrinth und

Verschlufsstelle der ersten Schlundspalte hinein und stellt einen seitlich plattgedrückten Hohlraum dar, welcher jetzt als Paukenhöhle von dem röhrenförmigen Rest des Sulcus tympanicus oder der Eustachischen Ohrtrompete zu unterscheiden ist. Die Paukenhöhle ist, namentlich bei älteren Embryonen von Mensch und Säugetieren, eine sehr enge; laterale und mediale Wand liegen daher fast unmittelbar aneinander. Es rührt dies hauptsächlich daher, dafs unter der Epithelauskleidung des Mittelohrs sich ein reichlich entwickeltes Gallertgewebe vorfindet. In ihm sind zu dieser Zeit auch noch Gebilde eingeschlossen, welche in dem Schlundbogen ihren Ursprung genommen haben, die Gehörknöchelchen und die Chorda tympani, mit deren Entwicklungsgeschichte wir uns später beim Skelett noch beschäftigen werden.

Auch das Trommelfell ist zuerst dem späteren Zustand sehr unähnlich. Seine Bildungsgeschichte ist keine so einfache, wie man früher glaubte. Denn es leitet sich nicht nur aus der schmalen Verschlufsstelle der ersten Schlundspalte her, vielmehr beteiligen sich auch noch angrenzende Teile des ersten und des zweiten häutigen Schlundbogens. Das embryonale Trommelfell ist daher anfangs eine dicke, bindegewebige Platte und schliefst an seinen Rändern die Gehörknöchelchen, den Tensor tympani und die Chorda tympani in sich ein. Spät erst erfolgt die Verdünnung des Trommelfells. gleichzeitig mit einer zunehmenden Erweiterung der Paukenhöhle. Beides wird herbeigeführt durch Schrumpfung des Gallertgewebes und durch eine damit Hand in Hand gehende Wucherung der die Paukenhöhle auskleidenden Schleimhaut. Diese schiebt sich an den Stellen, wo das Gallertgewebe schwindet, zwischen die Gehörknöchelchen und die Chorda hinein, welche so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen kommen. In Wirklichkeit aber liegen sie aufserhalb derselben. Denn sie werden noch allseitig von der gewucherten Schleimhaut überzogen und durch Schleimhautfalten (Hammer-, Ambofsfalten etc.) mit der Wand der Paukenhöhle in Verbindung gesetzt in gleicher Weise, wie die in die Leibeshöhle hineingewachsenen Unterleibsorgane vom Bauchfell überzogen und durch Bauchfellfalten an den Wandungen festgehalten werden. Mit der Verdünnung des Trommelfells geht eine Verdickung seiner bindegewebigen Substanz einher, wodurch es zu seiner späteren Aufgabe als schwingende Membran befähigt wird.

3. Die Entwicklung des äufseren Ohrs.

Das äufsere Ohr entsteht, wie schon bemerkt, aus einer Bucht an der Aufsenseite der Verschlufsstelle der ersten Schlundspalte. Wie die seitliche Ansicht eines sehr jungen menschlichen Embryo (Fig. 304) lehrt, wird die erste Schlundspalte von wulstigen Rändern umgeben, die dem ersten und dem zweiten Schlundbogen angehören und sich frühzeitig in sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker gliedern. Von ihnen leitet sich die Ohrmuschel ab, welche demnach ein ziemlich umfangreiches Gebiet des embryonalen Kopfes (die Pars auricularis) für sich in Anspruch nimmt. Die Tasche zwischen den Wülsten, an deren Grund man auf die Trommelfellanlage stöfst, wird zum äufseren Gehörgang. Sie wird dadurch immer tiefer, dafs sich die umgebende Gesichtswand in hohem Mafse verdickt; schliesslich ist sie zu einem längeren Kanal mit teils knöchernen, teils knorpeligen

Wandungen ausgewachsen. Die sechs oben erwähnten Höcker, welche die Öffnung des äufseren Gehörgangs umsäumen, bilden zusammen einen plumpen Ring. Über ihre Umwandlung zum äufseren Ohr gibt die folgende Abbildung (Fig. 317) genügenden Aufschlufs. Sie zeigt, dafs sich aus den mit Nr. *1* und *5* bezeichneten Höckern der Tragus und Antitragus, aus *2* und *3* der Helix und aus *4* der Anthelix entwickeln. Das Ohrläppchen bleibt lange Zeit klein und wird erst im fünften Monat deutlicher. Es bildet sich aus dem mit der Zahl *6* versehenen Hügel. Am Schlufs des zweiten Monats sind alle wesentlichen Teile des Ohrs leicht erkennbar; vom dritten Monat an wächst der hintere und der obere Teil der Ohrmuschel mehr aus der Kopffläche heraus und gewinnt eine gröfsere Festigkeit mit der Differenzierung des Ohrknorpels, die schon am Schlufs des zweiten Monats begonnen hat.

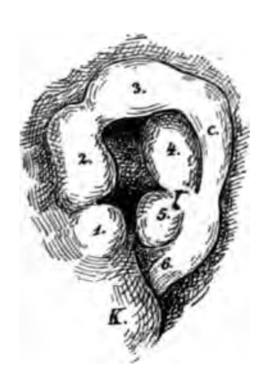


Fig. 317. **Ohranlage an einem menschlichen Embryo.** Nach His.
Der mit *1.* bezeichnete Höcker liefert den Tragus, *5.* den Antitragus. Die Höcker *2.* u. *3.* liefern den Helix, Höcker *4.* den Anthelix. Aus dem Streifen *6.* wird das Ohrläppchen; *K* Unterkiefer.

C. Die Entwicklung des Geruchsorgans.

Das Geruchsorgan ist ebenfalls wie Auge und Ohr eine Bildung des äufseren Keimblattes, aus welchem es sich ein wenig später als die beiden höheren Sinnesorgane entwickelt. — Es macht sich zuerst zu beiden Seiten des schon früher beschriebenen, breiten Stirnfortsatzes (Fig. 304) bemerkbar als eine Verdickung des äufseren Keimblattes, welches His bei menschlichen Embryonen als Nasenfeld bezeichnet hat. Die beiden Anlagen werden bald deutlicher, indem der Boden eines jeden Nasenfeldes muldenartig einsinkt und seine Ränder sich faltenartig nach aufsen erheben (Fig. 180). Zum verdickten Epithel einer jeden Anlage tritt der Riechlappen heran, der durch Ausstülpung aus dem Hemisphärenbläschen mittlerweile entstanden ist, und endet daselbst mit seinen Nervenfibrillen. Die weitere Entwicklung des Geruchsorgans, die wir allein bei den Amnioten weiter verfolgen wollen, wird vor allen Dingen dadurch charakterisiert, dafs die Grübchen zur Mundhöhle in Beziehung treten. Es geschieht dies durch Umwandlungen, die zwei Modifikationen erkennen lassen, von denen die eine bei den Sauropsiden (Reptilien und Vögeln), die andere bei den Säugetieren und dem Menschen beobachtet wird.

Bei den Sauropsiden, für welche das Hühnchen als Beispiel gewählt ist, verlängert sich jedes Grübchen nach abwärts in eine Rinne, die bald den oberen Mundrand erreicht und, indem sie auch diesen durchschneidet, an der Decke der Mundhöhle zur Ausmündung gelangt (Fig. 318 u. 319). Nasengrube und Nasenfurche werden hierauf bei älteren Embryonen tiefer, indem ihre Ränder nach aufsen wulstartig vorspringen und die sogenannten inneren und äufseren Nasenfortsätze darstellen. Die beiden inneren Nasenfortsätze bilden zusammen eine breite, später schmäler werdende Scheidewand zwischen beiden Geruchsgruben und begrenzen die

Mitte der Mundhöhle von oben. Die äufseren Nasenfortsätze (von His auch die seitlichen Stirnfortsätze genannt) treten jederseits als Wulst zwischen Auge und Geruchsorgan hervor und liefern das Bildungsorgan für die seitliche Nasenwand und die Nasenflügel. Mit ihrem unteren Rand treffen sie auf die vorderen Enden der quergestellten Oberkieferfortsätze, von denen sie äufserlich durch die schon früher (S. 305) besprochene, vom Auge in schräger Richtung herkommende Tränenrinne abgegrenzt werden. — Das nächste Stadium, etwa nach vier- bis sechstägiger Bebrütung, zeigt uns das Geruchsorgan in zwei Kanäle umgewandelt, welche durch Verwachsung der Ränder der beiden Rinnen, besonders des stärker nach aufsen hervortretenden inneren Nasenfortsatzes mit dem medial sich vorschiebenden Oberkieferfortsatz entstanden sind. Die beiden Kanäle besitzen zwei Öffnungen, das äufsere und das innere Nasenloch. Die beiden äufseren Nasenlöcher liegen nur wenig oberhalb des Mundrandes, die inneren an der Decke der primitiven Mundhöhle, daher sie auch primitive Gaumenspalten oder Choanen genannt werden; sie sind weit



Fig. 318.

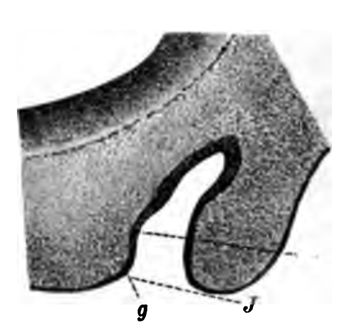


Fig. 319.

Fig. 318. **Kopf eines Hühner-Embryo von 130 Stunden.** Nach Keibel. 10 : 1.

Fig. 319. **Schnitt durch die Riechgrube eines Hühner-Embryo von 5,6 mm Kopflänge.** Nach Cohn.
g Grenze zwischen Sinnes- und äufserem Epithel, *J* Jakobsonsches Organ.

nach vorn gelagert, anfangs rundlich, verlängern sie sich später und stellen einen von vorn nach hinten verlaufenden Spalt dar. In etwas modifizierter Weise geht die Entwicklung des Geruchsorgans bei den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 303) vor sich. Die Abweichung besteht hier, kurz gesagt, darin, dafs sich zwischen den auf dem Stirnfortsatz gelegenen Riechgrübchen und der Mundöffnung keine offene Nasenrinne ausbildet in der Weise, wie es beim Huhn beobachtet wurde. An ihrer Statt entsteht eine in das Mesenchym einschneidende Epithelleiste, welche den inneren von dem äufseren Nasenfortsatz und dem Oberkieferfortsatz trennt. Späterhin höhlt sich die Epithellamelle in ihrer Tiefe, vom Riechsäckchen beginnend, aus, so dafs letzteres zu einem tiefen Blindsack wird, welcher mit seinem Grund bis nahe an das Epithel des Mundhöhlendaches reicht und von ihm längere Zeit durch eine erst dickere, zuletzt sich sehr ver-

dünnende, epitheliale Verschlufsplatte (HOCHSTETTERS Membrana bucco-nasalis) (Fig. 320 *mbn*) getrennt bleibt. Nach dem Mundrand zu bleibt die an Stelle der Nasenrinne getretene Epithelleiste immer geschlossen, infolgedessen innerer Nasen- und Oberkieferfortsatz (Fig. 303) jederzeit in unmittelbarer Berührung miteinander gefunden werden, während in der Tiefe hinter ihnen der Blindsack des Geruchsorgans bis zur Decke der Mundhöhle herabreicht. Zwischen beiden Fortsätzen kommt es schliefslich zu einer festen Verwachsung dadurch, dafs das angrenzende Mesenchym die Epithelleiste durchbricht und auflöst. Durch Einreifsen der Membrana bucco-nasalis wird der Nasenblindsack zum Kanal umgewandelt. Wir erhalten dann einen Befund, wie ihn das von PETER angefertigte Modell (Fig. 321) vom Vorderkopf eines menschlichen Embryo darbietet. Dicht über dem oberen Mundrand, an welchem noch jede Andeutung von Lippenbildung fehlt, liegen die äufseren Nasenlöcher (*ae*), weit vorn an der Decke der Mund-

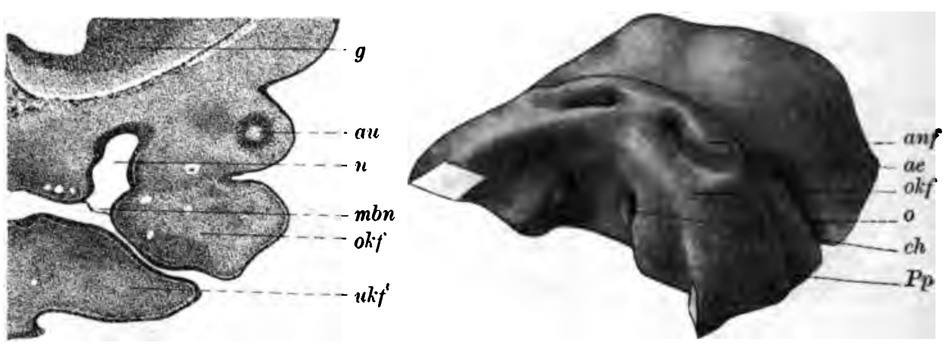


Fig. 320. Fig. 321.

Fig. 320. **Schnitt durch das ovale Ende des Nasenblindsackes eines zwei Monate alten menschlichen Embryo.** Nach PETER.
au Auge, *g* Gehirn, *n* Nasenhöhle, *mbn* Membrana bucco-nasalis, *okf*, *ukf* Ober- und Unterkieferfortsatz.

Fig. 321. **Modell des Vorderkopfs eines menschlichen Embryo von 15 mm Länge.** Nach PETER.
ae Äufseres Nasenloch, *ch* primitive Choane, *o* Auge, *anf*, *okf* äufserer Nasen- und Oberkieferfortsatz, *Pp* Processus palatinus.

höhle die primitiven Choanen (*ch*), durch einen breiten Zwischenraum getrennt. Die Gegend zwischen und vor ihnen wird als primitiver Gaumen bezeichnet.

Indem sich das Geruchsorgan bei allen durch Lungen atmenden Wirbeltieren zu einem in die Mundhöhle führenden Kanal umbildet, hat es noch eine zweite Funktion übernommen; denn es dient jetzt auch noch dazu, den Luftstrom in die Mund- und Rachenhöhle und in die Lungen aus- und einzuleiten. Es ist zu einer Art respiratorischer Vorkammer für den Atmungsapparat geworden. Die Übernahme dieser Nebenleistung drückt den späteren Entwicklungsstadien des Geruchsorgans ein bestimmtes Gepräge auf und ist die Ursache, dafs sich fortan die Oberfläche der Geruchshöhlen in einem bedeutenden Mafse zu vergröfsern beginnt. Die Oberflächenvergröfserung betrifft nun aber nicht das Sinnesepithel, zu welchem der Riechnerv ausstrahlt, sondern die gewöhnliche,

mit Flimmerzellen versehene Schleimhaut. Sie hängt daher auch mit einer Verbesserung des Geruchssinnes weniger zusammen als mit der Nebenleistung beim Atmungsprozefs. Durch Vergröfserung der weichen, mit Blutgefäfsen reichlich versehenen Schleimhautflächen soll die an ihnen vorbeistreichende Luft erwärmt und von Staubteilen, die an den feuchten Flächen hängen bleiben, gereinigt werden. Man hat daher von jetzt ab am Geruchsorgan eine Regio olfactoria und eine Regio respiratoria zu unterscheiden. Erstere, welche sich von dem Sinnesepithel des ursprünglichen Geruchsgrübchens ableitet, bleibt verhältnismäfsig klein und ist beim Menschen auf die Gegend der oberen Muschel und auf einen Teil der Nasenscheidewand beschränkt. Die Regio respiratoria dagegen bedingt die gewaltigen Dimensionen, welche das Geruchsorgan bei den höheren Wirbeltieren erlangt.

Die Vergröfserung der Oberfläche der Nasenhöhle wird durch zwei verschiedene Vorgänge herbeigeführt: 1) durch die Bildung des harten und des weichen Gaumens, 2) durch die Entwicklung der Muscheln, 3) durch das Auftreten der Nebenhöhlen der Nase.

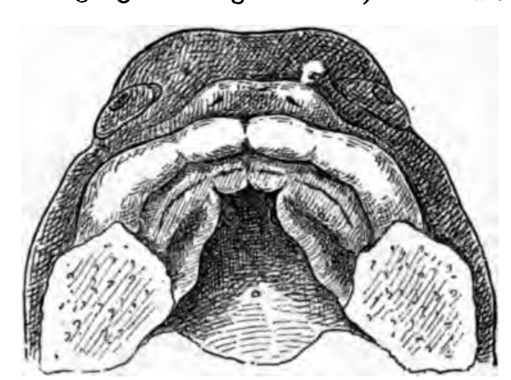


Fig. 322. **Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze.** 10fach vergröfsert. Nach His.

Der erste Prozefs beginnt beim Menschen gegen das Ende des zweiten Monats. Es bildet sich dann an der Innenfläche der Oberkieferfortsätze (Fig. 322) eine Leiste, welche in die weite, primitive Mundhöhle vorspringt und in horizontaler Richtung zu einer Platte auswächst. Linke und rechte **Gaumenplatte** fassen anfangs eine weite Spalte zwischen sich, durch welche man die ursprüngliche Decke der Mundhöhle und an dieser die mehr und mehr schlitzförmig werdenden, inneren Nasenöffnungen erblickt, beide getrennt durch eine Substanzbrücke, die Nasenscheidewand, welche aus dem mittleren Stirnfortsatz hervorgegangen ist. Im dritten Monat verengt sich die embryonale Gaumenspalte mehr und mehr. Die horizontalen Gaumenfortsätze der Oberkiefer vergröfsern sich und treffen schliefslich mit ihren freien Rändern in der Medianebene auf den unteren Rand der noch immer breiten Nasenscheidewand, welche noch weiter nach abwärts in die Mundhöhle hineingewachsen ist. Dann beginnen die genannten Teile von vorn nach hinten untereinander zu verschmelzen. Stadien dieses Vorgangs werden durch die Fig. 323 bis 325 veranschaulicht. Fig. 323 zeigt uns das Stadium, auf welchem vom Oberkieferfortsatz die Gaumenplatten (*Pp*) schon unter den unteren Rand der Nasenscheidewand vorgedrungen sind. Mund- und Nasenhöhlen hängen nur noch durch eine sehr enge Gaumenspalte zusammen. In Fig. 324 hat die Verschmelzung begonnen. Die sich berührenden Epithelflächen sind in einer Naht (*gn*) verwachsen, welche auf dem Querschnitt die Form eines *Y* oder *T* hat. Ganz beendet

ist die Verwachsung erst in der Fig. 325, in welcher die epitheliale Nahtfläche spurlos verschwunden und durch das angrenzende Mesenchym gewissermafsen resorbiert worden ist.

Auf diese Weise ist die primitive Mundhöhle in zwei übereinander gelegene Etagen getrennt worden. Die obere Abteilung gesellt sich zum Geruchsorgan hinzu, zu dessen Vergröfserung sie beiträgt; sie wird von dem Raum, der aus dem ursprünglichen Geruchsgrübchen entstanden ist, von dem Geruchslabyrinth, als Nasenrachengang unterschieden. Dieser mündet nach hinten durch die Choanen in die Rachenhöhle. Die untere Abteilung wird zur sekundären Mundhöhle. Die Scheidewand, die sich von den Oberkieferfortsätzen aus gebildet hat, ist der Gaumen, der später, wenn sich die Kopfknochen entwickeln, sich in den harten und den weichen Gaumen scheidet. Von der Gaumenspalte, welche bei jungen Embryonen den Gaumen

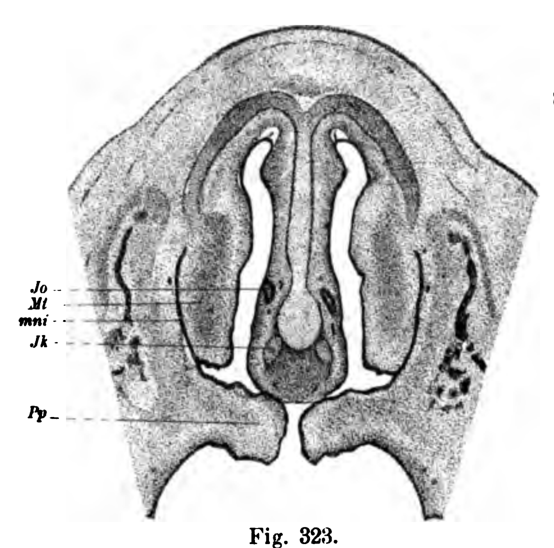


Fig. 323.

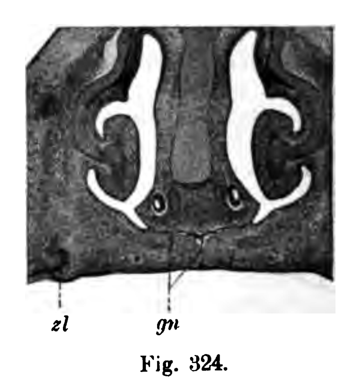


Fig. 324.

Fig. 323. **Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryo von 28 mm Länge.** Nach Peter.
Jo Jacobsonsches Organ, *Jk* Jacobsonscher Knorpel, *mni* Meatus narium inf., *Mt* Maxilla turbinale, *Pp* Processus palatinus.

Fig. 324. **Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo, an dem die epitheliale Gaumennaht gut ausgeprägt ist.** Nach Hertwig.
gn Gaumennaht, *zl* Zahnleiste.

von vorn nach hinten durchsetzt und Mund- und Nasenhöhle verbindet (Fig. 323), erhält sich bei den meisten Säugetieren ein kleiner Teil offen und stellt den Nasengaumengang oder den Stensonschen Gang dar. Durch ihn kann man mit einer Sonde aus der Nasenhöhle in die Mundhöhle gelangen. Beim Menschen schliefst sich der Stensonsche Gang noch während des embryonalen Lebens, doch erhält sich im Gaumenfortsatz des knöchernen Oberkiefers an der entsprechenden Stelle eine von Bindegewebe, Gefäfsen und Nerven ausgefüllte Lücke, der Canalis incisivus.

Wo Stensonsche Gänge vorhanden sind, finden sich in ihrer Nähe die Jacobsonschen Organe. Es sind Bildungen, welche bei den Embryonen aller Amnioten frühzeitig angelegt werden, und zwar als kleine Ausstülpungen an der medianen Wand des Riechsäckchens

(Fig. 319). Beim Menschen (Fig. 323 *Jo*) wandeln sie sich in einen feinen Schlauch um, der etwas oberhalb des Canalis incisivus „dicht an der knorpeligen Nasenscheidewand in gerader Richtung nach hinten und ein wenig nach aufwärts zieht, um blind geschlossen zu enden" (SCHWALBE). Bei Säugetieren ist das Organ viel besser entwickelt (Fig. 325 *J*); es wird von einer besonderen Knorpelkapsel (JACOBSONscher Knorpel *jk*) eingehüllt und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven, der in einem Sinnesepithel endet, welches mit dem der Regio olfactoria übereinstimmt. Häufig mündet es (z. B. bei Wiederkäuern) in den Anfang des STENSONschen Kanals ein, der sich hier als Verbindung von Nasen- und Mundhöhle offen erhält. Auch bei menschlichen Embryonen finden sich JACOBSONsche Knorpel entwickelt, liegen aber hier in einiger Entfernung von dem gleichnamigen rudimentären Organ (RÖSE). Reste von ihnen kommen sogar noch im knorpeligen Nasengerüst des Erwachsenen vor (SPURGAT).

Als zweites Mittel, um die Innenfläche des Geruchsorgans zu vergröfsern, führte ich die Bildung von Falten auf. Die Falten entwickeln sich bei den Säugetieren (Fig. 325 *m*) und beim Menschen an der Seitenwand der Nasenhöhlen, verlaufen parallel zueinander von vorn nach hinten, wachsen mit ihrem freien Rande nach abwärts und werden der Form wegen, welche sie annehmen, als die drei **Nasenmuscheln** sowie die Hohlräume zwischen ihnen als **oberer, mittlerer und unterer Nasengang** bezeichnet. Von der knorpeligen Schädelkapsel erhalten sie beim Menschen schon im zweiten Monat eine Stütze, welche später verknöchert. Bei manchen Säugetieren gewinnen die Muscheln eine komplizierte Gestalt, indem sich auf der ersten Falte noch zahlreiche sekundäre und tertiäre, kleinere Falten anlegen, welche sich in eigentümlicher Weise zusammenkrümmen und einrollen. Wegen dieser komplizierteren, durch die Muschelbildung hervorgerufenen Gestaltung hat das Riechsäckchen denn auch den Namen des **Geruchslabyrinths** erhalten.

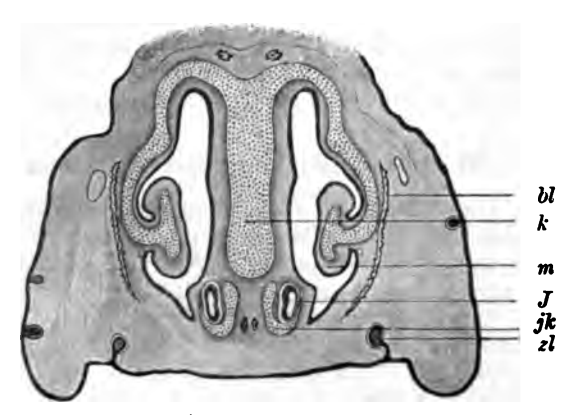


Fig. 325. **Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo von 5 cm Steifs-Scheitellänge.**
k knorpelige Nasenscheidewand, *m* Nasenmuschel, *J* JACOBSONsches Organ mit *jk* JACOBSONschem Knorpel, *zl* Zahnleiste, *bl* Belegknochen.

Drittens endlich vergröfsert sich die Nasenschleimhaut dadurch, dafs sie Aussackungen bildet, welche teils in die knorpelige Ethmoidalregion der Schädelkapsel, teils in eine Anzahl von Belegknochen hineinwachsen. Auf diese Weise entstehen die zahlreichen, kleinen **Siebbeinzellen** im knorpelig vorgebildeten Siebbein. Etwas später (beim Menschen im sechsten Monat) entwickelt sich eine Ausstülpung im Oberkiefer zur **Highmorshöhle**. Nach der Geburt endlich

dringen Aussackungen noch in den Keilbeinkörper und in das Stirnbein ein und erzeugen die Sinus sphenoidales und Sinus frontales, welche aber erst ihre volle Gröfse zur Zeit der Geschlechtsreife erlangen. Bei manchen Säugetieren findet die Vergröfserung der Nasenhöhle sogar noch weiter nach rückwärts bis in den Körper des Hinterhauptbeins statt (Sinus occipitales). Dadurch, dafs die Nebenhöhlen der Nase Knochensubstanz verdrängen, tragen sie natürlich auch zur Verringerung des Gewichts des Kopfskeletts bei.

Bei Besprechung der Geruchsorgane wäre jetzt auch noch der Entstehung der äufseren Nase mit wenigen Worten zu gedenken. Dieselbe entwickelt sich aus dem Stirnfortsatz und den als Nasenfortsätzen unterschiedenen Teilen (Fig. 180, 303, 321) dadurch, dafs diese sich aus dem Niveau ihrer Umgebung immer mehr erheben. Anfangs breit und plump, wird die Nase später dünner und länger und gewinnt charakteristische Formen. Die Nasenlöcher, die bei ihrer Anlage weit auseinanderstehen, rücken in der Medianebene zusammen. Während ihr Abstand, wie His durch Messungen gezeigt hat, bei einem fünf Wochen alten Embryo 1,7 mm beträgt, verringert er sich bei einem sieben Wochen alten Embryo auf 1,2 mm und bei einem noch etwas älteren auf 0,8 mm. Dementsprechend verdünnt sich der mittlere Stirnfortsatz und liefert die Nasenscheidewand.

III. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.

Die **Oberhaut** des Menschen ist nach den Angaben Köllikers in den zwei ersten Monaten der Entwicklung sehr dünn und besteht nur aus zwei einfachen Lagen von Epithelzellen. Von diesen zeigt die oberflächliche Lage abgeplattete, durchsichtige, hexagonale Elemente, die tiefe Lage dagegen kleinere Zellen, so dafs hierin schon eine Sonderung in eine Horn- und eine Keimschicht (Rete Malpighii) angedeutet ist. Bei manchen Säugetieren löst sich die oberflächlichste verhornte Schicht im Zusammenhang ab und stellt dann um den ganzen Embryo eine Zeitlang eine Art von Hülle dar, welche die hervorsprossenden Haare bedeckt und daher Epitrichium heifst.

Von der Mitte des embryonalen Lebens an werden beide Lagen der Oberhaut dicker, und enthält die äufserste von ihnen Hornschüppchen, deren Kerne sich rückgebildet haben. Eine Abschuppung findet von jetzt an in reicherem Mafse an der Oberfläche statt, während der Verlust durch Teilungsprozesse in der Keimschicht und Umwandlung der Teilprodukte in verhornte Zellen wieder ersetzt wird. Infolgedessen bedeckt sich die Oberfläche des Embryo bis zur Geburt immer mehr mit einer weifsgelblichen, schmierigen Masse, der Fruchtschmiere (Smegma embryonum oder Vernix caseosa). Sie besteht aus einem Gemenge von abgelösten Epidermisschüppchen und von Hauttalg, der von den mittlerweile entstandenen Talgdrüsen abgeschieden worden ist. Sie bildet namentlich an der Beugeseite der Gelenke, an Fufssohle, Handteller und am Kopf einen dickeren Überzug. Abgelöste Partien hiervon geraten in das Fruchtwasser und trüben es. Endlich können sie vom Embryo ebenso wie einzelne abgelöste Wollhaare mit dem Fruchtwasser verschluckt und so zu einem Bestandteil des im Darmkanal angehäuften Kindspeches werden.

Die Epidermis macht nur einen Bestandteil der Haut des Erwachsenen oder des Integuments aus; den anderen, an Masse überwiegenden Teil, die **Lederhaut** oder das Corium, liefert das Zwischenblatt oder Mesenchym. Es findet hier die gleiche Erscheinung wie an anderen Häuten und Organen des Körpers statt. Die von den primären Keimblättern abstammenden Epithellagen treten in nähere Beziehung zu dem Mesenchym, indem sie von ihm eine zur Stütze und Ernährung dienende, bindegewebige Grundlage erhalten. Wie sich das innere Keimblatt mit dem Zwischenblatt zur Darmschleimhaut, das epitheliale Hörbläschen mit der angrenzenden Stützsubstanz zum häutigen Labyrinth, und die epitheliale Augenblase mit der Chorioidea und Sclera zum Augapfel vereint, so verbindet sich auch hier die Epidermis mit dem Corium zur äufseren Haut.

In den ersten Monaten bildet das Corium beim Menschen eine Schicht dicht zusammenliegender, spindelförmiger Zellen und ist durch eine zarte, strukturlose Grenzmembran (Basalmembran) mit glatter Fläche, wie es bei niederen Wirbeltieren dauernd der Fall ist, gegen die Oberhaut abgesetzt. Im dritten Monat sondert es sich in die eigentliche Lederhaut und in das locker werdende Unterhautbindegewebe, in welchem sich bald auch einige Fettträubchen entwickeln. Letztere nehmen von der Mitte der Schwangerschaft an Zahl so zu, dafs bald das Unterhautbindegewebe zu einer den ganzen Körper bedeckenden Fettschicht wird. Zu dieser Zeit geht auch die glatte Kontur zwischen Ober- und Lederhaut verloren. Die Lederhaut entwickelt an ihrer Oberfläche kleine Papillen, welche in die Keimschicht hineinwachsen und den Papillarkörper der Haut (Corpus papillare) erzeugen.

Eine höhere Ausbildung erlangt die Haut der Wirbeltiere infolge ähnlicher Prozesse, wie sie vom Darmkanal beschrieben worden sind. Die Epidermis vergröfsert ihre Oberfläche nach aufsen durch Faltenbildungen, nach innen durch Einstülpungen. Indem die aus- und eingestülpten Teile dabei auch ihre histologischen Eigenschaften in mannigfaltiger Weise verändern, entsteht eine grofse Anzahl verschiedenartiger Organe, welche in den einzelnen Wirbeltierklassen in ungleicher Weise entwickelt sind und so in erster Linie ihr äufseres Aussehen bestimmen. Als Fortsatzbildungen nach aufsen entstehen die Hautzähne und Schuppen, die Federn, Haare und Nägel, als Einstülpungen dagegen die Schweifs-, Talg- und Milchdrüsen. Wir werden uns hier nur mit der Entwicklung der Haare, Nägel und Drüsen beschäftigen.

1) **Die Haare.** Die Anlage der Haare beginnt beim Menschen am Ende des dritten embryonalen Monats an einzelnen Stellen (zuerst in der Gegend der Stirn und der Augenbrauen); aus der Keimschicht der Epidermis bilden sich kleine, solide Zapfen, die Haarkeime, welche sich in die unterliegende Lederhaut hineinsenken (Fig. 326 *hk*). Indem diese sich weiterhin noch verlängern und an ihrem blinden Ende verdicken, nehmen sie Flaschenform an. Hierauf gerät am Grunde des Epithelzapfens die angrenzende Lederhaut in Wucherung und liefert ein zellenreiches Knötchen (*pa*), das in das Epithelgewebe hineinwächst und die Anlage der bindegewebigen und schon früh mit einer Blutgefäfsschlinge versehenen Haarpapille ist. Um den ganzen in die Tiefe gesenkten Haarkeim ordnen sich

später die umgebenden Teile der Lederhaut zu besonderen, teils longitudinal, teils zirkulär verlaufenden Faserzügen an, die man als den Haarbalg unterscheidet (Fig. 327, 328 *hb*). Auf den sich anschliefsenden Stadien beginnen die Epithelzellen, welche die Papillen überziehen, zu wuchern und sich in zwei Teile (Fig. 327) zu sondern, erstens in Zellen, die von der Papille weiter entfernt sind, eine spindelige Gestalt annehmen, sich zu einem kleinen Kegel vereinen und durch Verhornung das erste Haarspitzchen (*ha*) liefern, und zweitens in Zellen, welche die Papille überziehen, protoplasmatisch bleiben und das Muttergewebe, die Haarzwiebel (*hz*), darstellen, durch deren Vermittlung das Weiterwachsen der Haare geschieht. Die Zellen der Haarzwiebel, die sich durch Teilung vermehren, setzen sich von unten an den zuerst gebildeten Teil des Haares an und tragen, indem sie verhornen, zu seiner Vergröfserung bei.

Fig. 326. ho schl hk pa

ha' ho td hb aw iw ha hz pa

ho schl td hb aw iw ha hz pa

Fig. 328. Fig. 327.

Fig. 326—328. **Drei verschiedene Stadien der Entwicklung des Haares bei menschlichen Embryonen.**
ho Hornschicht der Epidermis, *schl* Keimschicht, *pa* Haarpapille, *hk* Haarkeim, *hz* Haarzwiebel, *ha* junges Haar, *ha'* die aus der Haartasche herausragende Spitze, *aw* äufsere, *iw* innere Wurzelscheide des Haares, *hb* Haarbalg, *td* Talgdrüse.

Das auf der Papille sich entwickelnde Haar liegt anfangs ganz in der Haut verborgen und wird ringsum von den Epithelzellen des Zapfens umhüllt, an dessen Grund die erste Anlage vor sich gegangen ist. Aus dieser Umhüllung leiten sich die äufsere und die innere Wurzelscheide her (Fig. 327, 328 *aw* u. *iw*). Von ihnen besteht die äufsere (*aw*) aus kleinen, protoplasmatischen Zellen und geht nach aufsen in die Keimschicht der Epidermis (*schl*) und am entgegengesetzten Ende in die Haarzwiebel (*hz*) kontinuierlich über. In der inneren Wurzelscheide (*iw*) nehmen die Zellen eine abgeplattete Form an und verhornen. Infolge des von der Zwiebel ausgehenden Wachstums werden die jungen Haare allmählich nach der Oberfläche der Epidermis zu emporgeschoben und beginnen beim Menschen am Ende des fünften Monats nach aufsen hervorzubrechen (Fig. 328 *ha'*). Sie treten schon beim Embryo immer mehr über die Hautoberfläche nach aufsen hervor und rufen an manchen Stellen der Haut, wie namentlich am Kopf, einen ziemlich dichten Überzug hervor. Wegen ihrer geringeren Gröfse und ihrer Feinheit, und da sie nach der Geburt bald ausfallen, werden sie als Wollhaar oder Lanugo bezeichnet.

Jedes Haar ist eine vergängliche Bildung von kurz

zugemessener Lebensdauer. Es fällt nach einiger Zeit aus und wird durch ein neues ersetzt. Schon während des embryonalen Lebens beginnt dieser Prozefs. Die ausfallenden Haare geraten dann in das Amnionwasser, und indem sie mit diesem vom Embryo verschluckt werden, machen sie einen Bestandteil des im Darmkanal sich ansammelnden Kindspeches aus. Ein stärkerer Wechsel findet beim Menschen gleich nach der Geburt statt mit dem Ausfall der Wollhaare, die an manchen Stellen des Körpers durch eine kräftigere Behaarung ersetzt werden. Bei den Säugetieren zeigt das Ausfallen und die Neubildung der Haare eine gewisse Periodizität, welche von der wärmeren und der kälteren Jahreszeit abhängig ist. So entwickelt sich bei ihnen ein Sommer- und ein Winterpelz. Auch beim Menschen wird der Haarwechsel, wenn auch in einer minder auffälligen Weise, von den Jahreszeiten beeinflufst. Das Ausfallen eines Haares wird durch Veränderungen des auf der Papille aufsitzenden, als Zwiebel bezeichneten Teiles eingeleitet. Der Vermehrungsprozefs der Zellen, durch welchen die Anbildung neuer Hornsubstanz geschieht, hört auf; das ausfallende Haar löst sich von seinem Mutterboden ab und sieht am unteren Ende wie zerfasert aus, daher es jetzt als Kolbenhaar bezeichnet wird; im Haarbalg wird es aber noch durch die fest anschliefsenden Wurzelscheiden so lange zurückgehalten, bis es gewaltsam herausgerissen oder durch das an seine Stelle tretende Ersatzhaar nach aufsen herausgedrängt wird. Über die Entwicklungsweise der Ersatzhaare vergleiche man die Lehrbücher der Histologie.

2) **Die Nägel.** Ein zweites, durch Verhornung der Oberhaut entstehendes Organ ist der Nagel, welcher in vergleichend-anatomischer Hinsicht den Krallen- und Hufbildungen anderer Säugetiere entspricht. Schon bei sieben Wochen alten menschlichen Embryonen treten Wucherungen der Epidermis an den Enden der Finger auf, die sich durch Kürze und Dicke auszeichnen, ebenso an den Enden der Zehen, die in ihrer Entwicklung immer hinter den Fingern etwas zurück sind. Infolge der Wucherungen entstehen aus lockeren Epidermiszellen zusammengesetzte, krallenartige Ansätze, die von Hensen als Vorläufer der Nägel oder als Urnägel beschrieben worden sind.

An etwas älteren Embryonen der neunten bis zwölften Woche (Zander) ist die Epidermiswucherung durch eine ringförmige Einsenkung gegen ihre Umgebung abgegrenzt. Sie besteht nach der Lederhaut zu aus einer einfachen Lage grofskerniger Cylinderzellen, welche dem Rete Malpighii entspricht, aus einer zwei- bis dreifachen Lage polygonaler Stachelzellen und einer Hornschicht. Den so durch eine Einsenkung und durch eine veränderte Beschaffenheit der Zellen markierten Bezirk nennt Zander den primären Nagelgrund und läfst ihn am Endglied einen gröfseren Teil des Rückens, aber auch eine kleinere, ventrale Fläche einnehmen. Was nun die näheren Vorgänge der Entwicklung der Nagelplatte betrifft, so legt Minot, gestützt auf Untersuchungen von Bowen, ein besonderes Gewicht darauf, dafs der Nagel einen modifizierten Teil des Stratum lucidum darstellt, der durch Verlust des darüberliegenden Epitrichium blofsgelegt worden ist. Schon am Anfang des vierten Monats treten in den oberflächlichsten Zellen der Keimschicht Körnchen von Eleidin oder Keratohyalin auf und erzeugen das bekannte Stratum granulosum. Aus ihm ent-

wickelt sich ein „Stratum lucidum, welches zuerst im distalen Teil des Nagelfeldes erscheint, sich von hier aus proximalwärts ausbreitet und zu allerletzt an der Nagelwurzel auftritt; auch hier geht der Bildung des Stratum lucidum eine Ablagerung von Körnchen in den beteiligten Zellen voraus. Etwa in der Mitte des vierten Monats besitzt der ganze Nagel ein Stratum lucidum" (S. MINOT). Die so entstandene Nagelplatte verdickt sich langsam durch neuen Zuwachs von ihrer unteren Fläche aus, wo sich neue Zellen unter Bildung von Eleidinkörnchen in Hornsubstanz umwandeln. Bei ihrer ersten Anlage ist die Nagelplatte noch von einem Eponychium, welches dem Epitrichium der übrigen Haut entspricht, bedeckt. Das E p o n y c h i u m geht erst am Ende des fünften Monats verloren. Doch sind schon einige Wochen vorher die Nägel, trotz ihres Überzuges, an ihrer weifsen Farbe gegenüber der rötlichen oder dunkelroten Farbe der umgebenden Haut leicht erkennbar. Nach Schwund des Eponychiums wird die stärker wachsende Nagelplatte von hinten nach vorn über das Nagelbett vorgeschoben und beginnt über dasselbe vom siebenten Monat an mit freiem Rande hervorzuragen. Bei Neugeborenen besitzt sie einen über die Fingerbeere weit vorspringenden Rand, welcher, weil embryonal früher angelegt, sowohl viel dünner als auch schmäler als der später gebildete, auf dem Nagelbett ruhende Teil ist. Der Randteil wird daher nach der Geburt bald abgestofsen.

3) **Die Drüsen der Haut.** Die sich durch Einstülpung anlegenden, drüsigen Bildungen des Hornblattes sind beim Menschen dreifacher Art: Talgdrüsen, Schweifsdrüsen und Milchdrüsen. Sie alle entstehen durch Wucherungen der Keimschicht, welche sich als solide Zapfen in die Lederhaut einsenken und dann sich entweder nach dem tubulösen oder dem alveolären Typus weiter entwickeln. Nach dem tubulösen Typus legen sich die S c h w e i f s- u n d d i e O h r e n s c h m a l z d r ü s e n an. Sie beginnen vom fünften Monat an von der Keimschicht aus in die Lederhaut einzudringen, im siebenten Monat erhalten sie eine kleine Höhlung im Innern, winden sich infolge vermehrten Längenwachstums und krümmen sich namentlich an ihrem Ende ein, womit die erste Anlage des Knäuels gegeben ist. Die T a l g d r ü s e n g e h ö r e n d e m a l v e o l ä r e n T y p u s a n. Sie entwickeln sich entweder direkt von der Epidermis aus, wie z. B. am roten Lippenrand, an der Vorhaut und an der Eichel des Penis, oder sie stehen in engem Zusammenhang mit den Haaren, was das gewöhnliche Verhältnis ist. In diesem Fall legen sie sich als solide Verdickungen der äufseren Wurzelscheide nahe am Ausgang der Haartasche an, noch ehe die Haare vollständig ausgebildet sind (Fig. 327 u. 328 *td*); zuerst besitzen sie eine Flaschenform, dann treiben sie einzelne seitliche Sprossen, die sich an ihren Enden kolbenartig erweitern. Eine Höhlung erhält die Drüse dadurch,

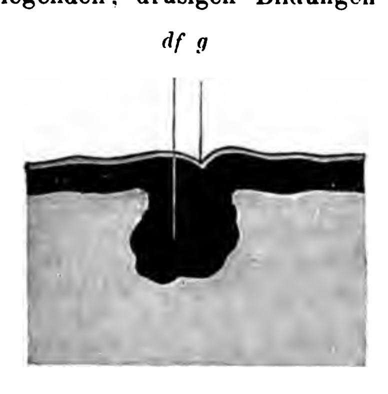


Fig. 329. **Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse eines weiblichen menschlichen Embryo von 10 cm Länge.** Nach HUSS. *df* Anlage des Drüsenfeldes, *g* kleine Grube auf demselben.

dafs die im Innern der Kanäle gelegenen Zellen verfetten, zerfallen und als Sekret nach aufsen entleert werden.

Von gröfserem Interesse ist die Entwicklung der Milchdrüsen, welche umfangreichere und mit einer wichtigen Funktion betraute, der Klasse der Säugetiere eigentümliche Organe sind. An die Spitze der Betrachtung stelle ich gleich den für die weitere Beurteilung der Befunde wichtigen Satz, dafs jede Milchdrüse beim Menschen nicht ein einfaches Organ, etwa wie eine Ohr- oder eine Unterkieferspeicheldrüse mit einem einfachen Ausführgang, sondern ein gröfserer Drüsenkomplex ist. Ihre erste Anlage ist beim menschlichen Embryo am Ende des zweiten Monats als eine auf der linken und der rechten Brustseite erscheinende, erhebliche Verdickung der Epidermis (Fig. 329) beobachtet worden. Entstanden ist sie besonders durch eine Wucherung der Keimschicht, welche sich als halbkugeliger Höcker (*df*) in die Lederhaut eingesenkt hat. Aber auch in der Hornschicht gehen später Veränderungen vor sich, indem sich dieselbe verdickt und als Hornpfropf in die Wucherung der Keimschicht hineinragt. Gewöhnlich findet sich auf der Mitte der ganzen Epithelanlage eine kleine Grube (*g*). Auf diese Weise wird frühzeitig eine Hautstrecke abgegrenzt, welche sich später zum Warzenhof und zur Papille umgestaltet, und aus deren Boden erst die einzelnen, Milch liefernden Drüsen hervorsprossen.

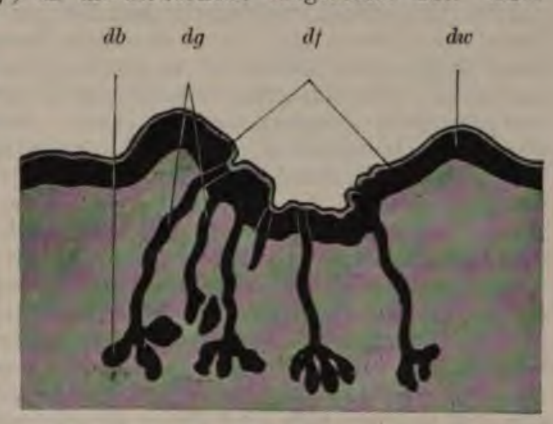


Fig. 330. **Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse von einem menschlichen weiblichen Embryo von 32 cm Länge.** Nach Huss. *df* Drüsenfeld, *dw* Drüsenwall, *dg* Drüsenausführgang, *db* Drüsenbläschen.

Bei älteren Embryonen hat sich die als linsenförmige Verdickung erscheinende Wucherung der Epidermis nach der Peripherie vergröfsert und dabei abgeflacht (Fig. 330 *df*). Nach aufsen wird sie zugleich schärfer abgegrenzt dadurch, dafs sich die Lederhaut verdickt und sich zu einem Wall (Cutiswall *dw*), nach aufsen erhoben hat.

Der ganzen Anlage, welche jetzt eine flache Einsenkung (*df*) der Haut darstellt, ist der Name Drüsenfeld gegeben worden. Es wachsen nämlich frühzeitig aus dem Rete Malpighii des Drüsenfeldes solide Sprossen (*dg*) in die Lederhaut hinein, in ähnlicher Weise, wie an anderen Stellen aus der Epidermis die Talg- und Schweifsdrüsen entstehen. Im siebenten Monat sind sie schon sehr deutlich entwickelt und strahlen von der grubenförmigen Vertiefung nach unten und seitlich aus. Bis zur Geburt nimmt ihre Zahl zu, und bedecken sich die gröfseren von ihnen mit soliden, seitlichen Knospen (*db*). Jeder Sprofs ist die Anlage einer Milch bereitenden Drüse, die sich mit einer besonderen Mündung auf dem Drüsenfeld (*df*) öffnet.

Der Name **Drüsenfeld** ist ein recht passend gewählter, weil er an die ursprünglichen Verhältnisse der Monotremen eine Anknüpfung bietet. Bei diesen Tieren nämlich findet man nicht, wie bei den höher entwickelten Säugetieren, einen schärfer gesonderten, einheitlichen Milchdrüsenkomplex, sondern anstatt dessen eine etwas vertiefte, sogar mit kleinen Haaren versehene Hautstrecke, auf welcher einzelne kleine Drüsen verteilt sind, deren Sekret von den sehr unreif geborenen Jungen mit der Zunge aufgeleckt wird. Bei den übrigen Säugetieren dagegen werden die vereinzelt auf dem Drüsenfeld ausmündenden Drüsen zu einem einheitlichen Apparat verbunden; es entwickelt sich eine Einrichtung, die zum besseren Säugen der Jungen dient, nämlich eine **Papille** oder **Zitze**, welche alle Drüsenausführgänge in sich einschliefst und vom Mund des gesäugt werdenden Tieres umfafst wird. Beim Menschen beginnt ihre Entwicklung schon vor der Geburt (OSKAR SCHULTZE). Das vom Cutiswall umsäumte Drüsenfeld, welches längere Zeit zu einer Grube vertieft war, flacht sich zuerst ab, bis es in einem Niveau mit der benachbarten Haut liegt. Von dieser ist es infolge gröfseren Blutgefäfsreichtums und wegen der dünneren Beschaffenheit seiner Epidermis durch eine mehr rötliche Färbung unterschieden. Dann erhebt sich während der ersten Lebensjahre die Mitte des Drüsenfeldes mit den daselbst dicht beieinander zur Ausmündung gelangenden Ausführgängen (Ductus lactiferi) mehr in die Höhe und wird, indem sich noch glatte Muskelfasern in gröfserer Menge in der Lederhaut anlegen, zur Saugwarze; die umgebende Hautstrecke, soweit sich an ihr keine Haarkeime anlegen, wird zum Warzenhof (Areola mammae). Im weiblichen Geschlecht gehen diese Umbildungen etwas frühzeitiger als im männlichen vor sich.

Bald nach der Geburt kommt es zu Veränderungen in dem noch spärlich ausgebildeten Drüsengewebe. Es tritt eine vorübergehende, mit gröfserem Blutandrang verbundene Anschwellung der Brustdrüsen ein, aus welchen sich jetzt durch Druck eine geringe Quantität milchartiger Flüssigkeit, die sogenannte **Hexenmilch**, auspressen läfst. Nach KÖLLIKER hängt ihre Bildung damit zusammen, dafs die ursprünglich solid angelegten Drüsengänge um diese Zeit eine Höhlung gewinnen, indem die central gelegenen Zellen verfetten, sich auflösen und in einer Flüssigkeit suspendiert nach aufsen entleert werden. Nach Untersuchungen von BARFURTH dagegen wäre die sogenannte Hexenmilch Neugeborener das Produkt einer echten, vorübergehenden Sekretion und nach ihren morphologischen wie chemischen Bestandteilen der eigentlichen Frauenmilch gleichartig.

Nach der Geburt bilden sich zwischen beiden Geschlechtern in der Beschaffenheit der Milchdrüse grofse Unterschiede aus. Während beim Manne das Drüsenparenchym in seiner Entwicklung stehen bleibt, beginnt es beim Weibe, besonders zur Zeit der Geschlechtsreife und mehr noch nach Eintritt einer Schwangerschaft, zu wuchern. Aus den zuerst angelegten Drüsenausführgängen sprossen zahlreiche, hohle Seitenzweige hervor, die sich mit hohlen, von einem einschichtigen Cylinderepithel ausgekleideten Drüsenbläschen (Alveoli) bedecken. Gleichzeitig entwickeln sich in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsenläppchen reichliche Inseln von Fettzellen. Infolgedessen schwillt die Gegend, an welcher sich der Milchdrüsenkomplex angelegt hat, zu einem mehr oder minder weit nach aufsen hervortretenden Hügel (der Mamma) an.

Repetitorium zu Kapitel XI.

I. Entwicklung des Centralnervensystems. 1) Das Centralnervensystem entwickelt sich aus dem zur Medullarplatte verdickten Bezirk des äufseren Keimblattes, der sich zum Medullarrohr zusammenfaltet (Medullarfalte, Medullarrinne).

2) Am Medullarrohr verdicken sich die Seitenwände, während ventrale und dorsale Wand dünn bleiben, in die Tiefe der vorderen und hinteren Längsspalten rücken und zu den Kommissuren der Rückenmarkshälften werden.

3) Ursprünglich füllt das Rückenmark den ganzen Wirbelkanal aus, wächst aber langsamer als dieser und endet daher später am zweiten Lendenwirbel. (Schräger Verlauf der Lenden- und Sacralnerven.)

4) Der Teil des Nervenrohrs, welcher zum Gehirn wird, gliedert sich in die drei primären Hirnblasen (primäres Vorderhirnbläschen [Prosencephalon], Mittelhirnbläschen [Mesencephalon], Hinterhirnbläschen [Rhombencephalon]).

5) Das primäre Vorderhirnbläschen, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausstülpen, sondert sich weiter in die Anlage des Grofshirns (Telencephalon) und des Zwischenhirns (Diencephalon).

6) Das Hinterhirnbläschen zerfällt durch Einschnürung in die Anlage von Kleinhirn (Epencephalon) und verlängertem Mark (Myelencephalon).

7) Die gerade Achse, welche die drei primären Hirnbläschen untereinander ursprünglich verbindet, erfährt später an einzelnen Stellen starke Krümmungen, in deren Folge die Bläschen sich gegeneinander verschieben (Kopfbeuge, Brückenbeuge, Nackenbeuge). Der Kopf- und Nackenbeuge entsprechen an der Oberfläche der Embryonen der Kopf- oder Scheitelhöcker und der Nackenhöcker.

8) Bei der Umwandlung der Bläschen finden folgende Prozesse statt: a) Einzelne Stellen der Wandungen verdicken sich in mehr oder minder hohem Grade, während andere Stellen eine Verdünnung erfahren und keine Nervensubstanz entwickeln (Deckplatte des dritten und vierten Ventrikels); b) die Bläschenwandungen falten sich ein; c) einzelne Bläschen (erstes und viertes) überflügeln in hohem Grade in ihrem Wachstum die übrigen (Zwischen-, Mittel-, Nachhirn).

9) Von den Hohlräumen der Bläschen leiten sich die vier Hirnkammern und die Sylvische Wasserleitung her.

10) Von den drei Bläschen erfährt das Mittelhirnbläschen, welches die Vierhügel liefert, die geringfügigsten Umwandlungen.

11) Primäres Vorder- und Hinterhirnbläschen zeigen eine ähnliche Veränderung, indem ein gröfserer Abschnitt ihrer oberen Wand sich zu einer einfachen Lage von Epithelzellen verdünnt und in Verbindung mit der wuchernden, weichen Hirnhaut die Adergeflechte erzeugt (vorderes, seitliches, hinteres Adergeflecht; vorderer und hinterer Hirnschlitz).

12) Die Anlage des Grofshirns zerfällt unter Entwicklung der Mantelspalte und der grofsen Hirnsichel in zwei seitliche Hälften, die beiden Hemisphärenbläschen.

13) Die Hemisphärenbläschen übertreffen schliefslich beim Menschen an Masse alle übrigen Hirnteile und wachsen von oben und von der Seite als Hirnmantel über den anderen Abschnitt des Hirnrohrs oder den Hirnstamm herüber.

14) Bei der Faltenbildung der Hemisphären unterscheidet man Fissuren und Sulci.

15) Die Fissuren (Fossa Sylvii, Fissura hippocampi, Fissura chorioidea, Fissura calcarina, Fissura occipitalis) sind totale Einfaltungen der Hirnwand, durch welche an der Oberfläche tiefe Einschnitte und nach den Seitenventrikeln zu entsprechende Vorsprünge bedingt werden (Corpus striatum, Ammonshorn [Cornu ammonis], Adergeflechtsfalte, Calcar avis).

16) Die Sulci sind Einschnitte, welche auf die Hirnrinde beschränkt und je nach der Zeit ihrer Entstehung tiefer oder seichter sind (primäre, sekundäre, tertiäre Sulci).

17) Die Fissuren treten im allgemeinen früher als die Sulci auf.

18) Der Riechnerv ist nicht einem peripheren Nervenstamm gleichwertig, sondern, wie die Augenblasen und der Sehnerv, ein besonderer, durch Ausstülpung aus dem Stirnlappen der Grofshirnhemisphären entstandener Hirnteil (Riechlappen, Lobus olfactorius mit Bulbus und Tractus olfactorius). (Mächtige Entwicklung des Riechlappens bei niederen Wirbeltieren [Haien], Verkümmerung beim Menschen.)

II. Entwicklung des peripheren und sympathischen Nervensystems. 1) Die Spinalknoten entwickeln sich aus einer Nervenleiste, welche aus der Verschlufsstelle des Nervenrohrs jederseits zwischen ihm und dem Hornblatt nach abwärts wächst und sich in der Mitte jedes Ursegments zu einem Ganglion verdickt.

2) Die Spinalknoten stammen daher, wie das Nervenrohr selbst, vom äufseren Keimblatt ab.

3) Die sympathischen Ganglien des Grenzstrangs sind wahrscheinlich abgeschnürte Teile der Spinalknoten.

4) Über die Entwicklung der peripheren Nervenfasern bestehen zwei verschiedene Hypothesen: 1) Die peripheren Nervenfasern wachsen aus dem Centralnervensystem hervor und verbinden sich erst sekundär mit ihrem peripheren Endapparat. 2) Die Anlagen des peripheren Endapparats (Muskeln, Sinnesorgane) und das centrale Nervensystem hängen von frühen Stadien der Entwicklung an durch Verbindungsfäden und durch Zellen, die zu Ketten aneinandergereiht sind, zusammen. Aus den Verbindungen entstehen die Nervenfasern (Hensen).

III. Entwicklung des Auges. 1) Die seitlichen Wandungen der primären Vorderhirnblasen stülpen sich zu den Augenblasen aus.

2) Mit dem Teil der primären Vorderhirnblase, der zum Zwischenhirn wird, bleiben die Augenblasen durch einen Stiel, den späteren Sehnerven, verbunden.

3) Die Augenblase wandelt sich in den Augenbecher um, indem ihre laterale und ihre untere Wand durch die Anlage der Linse und des Glaskörpers eingestülpt werden.

4) An der Stelle, wo die primäre Augenblase mit ihrer Seitenwand an das äufsere Keimblatt anstöfst, verdickt sich dieses, senkt sich zur Linsengrube ein und schnürt sich zum Linsensäckchen ab.

5) An der hinteren Wand des Linsensäckchens wachsen die Zellen zu Linsenfasern aus, vorn werden sie zum Linsenepithel.

6) Die Linsenanlage wird zur Zeit ihres Wachstums von der Tunica vasculosa lentis, die sich später rückbildet, eingehüllt.

7) Die Membrana pupillaris ist der vordere, hinter der Pupille gelegene Teil der Tunica vasculosa lentis.

8) Die Entwicklung des Glaskörpers veranlafst die Augenspalte.

9) Der Augenbecher hat doppelte Wandungen: ein äufseres und ein inneres Epithelblatt, die an der Öffnung des Bechers, welche die Linse umfafst, und an der Augenspalte ineinander übergehen.

10) Zwischen die Linse und das dicht anliegende Hornblatt wachsen Mesenchymzellen aus der Umgebung hinein und bilden Hornhaut und DESCEMETsche Membran, von denen sich die letztere durch einen Spaltraum, die Augenkammer, gegen die Tunica vasculosa lentis absetzt.

11) Der Augenbecher sondert sich in einen hinteren Abschnitt, in dessen Bereich sich sein inneres Blatt verdickt und zur Netzhaut wird, und in einen vorderen Abschnitt, der an der Ora serrata beginnt, sich stark verdünnt, sich über die vordere Linsenfläche schiebt und in die Augenkammer hineinwächst, bis sich die ursprünglich weite Becheröffnung auf den Umfang der Pupille verengt hat.

12) Der vordere verdünnte Abschnitt des Bechers zerfällt nochmals in zwei Zonen, indem er sich in der Umgebung des Linsenäquators zu den Ciliarfortsätzen einfaltet, nach vorn davon aber glatt bleibt. Somit sind jetzt am gesamten Augenbecher drei Teile als Retina, als Pars ciliaris und als Pars iridis retinae zu unterscheiden.

13) Den drei Abschnitten des Augenbechers entsprechend nimmt auch die angrenzende, bindegewebige Hülle eine verschiedene Beschaffenheit an und liefert die eigentliche Chorioidea, das Bindegewebe des Ciliarkörpers und der Iris.

14) In der Umgebung der Hornhaut faltet sich die Haut zum oberen und zum unteren Augenlid und zur Nickhaut ein, welche letztere beim Menschen rudimentär ist und nur als Plica semilunaris fortbesteht.

15) Die Ränder der Augenlider verwachsen in den letzten Monaten der Entwicklung mit ihrem Epithel, um sich vor der Geburt wieder zu lösen.

16) Vom inneren Augenwinkel führt bei den Säugetieren die Tränenrinne zwischen Oberkiefer- und äufserem Nasenfortsatz zur Nasenhöhle.

17) Indem eine Epithelleiste vom Grunde der Tränenrinne in die Tiefe dringt, sich abschnürt und aushöhlt, entsteht der Tränenkanal.

18) Dadurch, dafs am Augenwinkel die Epithelleiste sich teilt, entwickeln sich die beiden Tränenröhrchen.

IV. Entwicklung des Gehörorgans. 1) Das häutige Labyrinth entwickelt sich zur Seite des Nachhirns oberhalb der ersten Schlundspalte aus einer grubenförmigen Vertiefung des äufseren Keimblattes.

2) Das Hörgrübchen schliefst sich zum Hörbläschen ab, rückt mehr in die Tiefe und wird in embryonale Bindesubstanz eingebettet, aus welcher sich später die Schädelkapsel entwickelt.

3) Das Hörbläschen nimmt durch verschiedenartige Ausstülpungen seiner Wand die komplizierte Gestalt des häutigen Labyrinthes an und sondert sich in den Utriculus mit den drei halbkreisförmigen Bogengängen, in den Sacculus mit dem Canalis reuniens und der Schnecke sowie in den Labyrinthanhang (Recessus vestibuli), durch welchen Sacculus und Utriculus noch untereinander in Verbindung bleiben.

4) Der Hörnerv und das Hörepithel, welche ursprünglich einfach sind, zerfallen, so wie sich das Bläschen in mehrere Abschnitte sondert, in mehrere Nervenzweige (N. vestibuli, N. cochleae) und in mehrere Nervenendstellen (Cristae acusticae der drei Ampullen, eine Macula acustica des Utriculus und des Sacculus und das CORTIsche Organ).

5) Das embryonale Bindegewebe, in welches das epitheliale Hörbläschen und seine Umwandlungsprodukte eingeschlossen werden, sondert sich in drei verschiedene Teile: a) in eine dünne Bindegewebsschicht, welche sich den epithelialen Wandungen anschmiegt und mit ihnen zusammen das häutige Labyrinth darstellt; b) in ein Gallertgewebe, welches während des embryonalen Lebens verflüssigt wird und die perilymphatischen Räume liefert (an der Schnecke die Paukentreppe und die Vorhofstreppe); c) in eine Knorpelkapsel, aus welcher durch Verknöcherung das knöcherne Labyrinth entsteht.

6) Mittleres und äufseres Ohr sind von dem oberen Teil der ersten Schlundspalte (Spritzloch der Selachier) abzuleiten.

7) Aus der Verschlufsplatte der ersten Schlundspalte nebst angrenzenden Teilen der Schlundbogen entwickelt sich das Trommelfell, welches ursprünglich dick ist und sich erst später verdünnt.

8) Aus einer Bucht an der Innenseite des Trommelfells (Sulcus tubotympanicus) und aus einer nach oben, aufsen und hinten gerichteten Aussackung davon entstehen Paukenhöhle und Eustachische Röhre.

9) Die Paukenhöhle ist ursprünglich aufserordentlich eng, indem in der sie einhüllenden Schleimhaut das Bindegewebe gallertig ist.

10) Gehörknöchelchen und Chorda tympani liegen anfangs im Gallertgewebe eingebettet aufserhalb der Paukenhöhle; erst durch Schrumpfung der Gallerte kommen sie in Schleimhautfalten zu liegen, welche in die geräumiger werdende Paukenhöhle vorspringen (Ambofs- und Hammerfalte).

11) Der äufsere Gehörgang entwickelt sich aus der Umrandung der nach aufsen vom Trommelfell gelegenen Bucht; die Ohrmuschel entsteht aus sechs Höckern, die sich zum Tragus, Antitragus, Helix, Anthelix und zu dem Ohrläppchen umgestalten.

V. Entwicklung des Geruchsorgans. 1) Das Geruchsorgan entwickelt sich aus zwei grubenförmigen Vertiefungen des äufseren Keimblattes, welche sich in einem gröfseren Abstand voneinander auf dem Stirnfortsatz bilden.

2) Die beiden Geruchsgrübchen verbinden sich auf einem weiteren Stadium mit den Winkeln der Mundhöhle durch die Nasenrinnen.

3) Die inneren und die äufseren Ränder der Geruchsgrübchen und der Nasenrinnen treten als Wülste nach aufsen hervor und stellen die inneren und die äufseren Nasenfortsätze dar.

4) Durch Verwachsung der Nasenrinnen wird das Geruchsorgan in zwei Nasengänge umgewandelt, die mit dem äufseren Nasenloch am Stirnfortsatz und mit dem inneren Nasenloch an der Decke der Mundhöhle nach einwärts von der Oberlippe ausmünden.

5) Die inneren Nasenlöcher werden später spaltförmig und rücken näher aneinander, indem sich die Nasenscheidewand verdünnt und zugleich etwas nach abwärts in die primitive Mundhöhle hineinwächst.

6) Der obere Teil der primitiven Mundhöhle wird zum Geruchsorgan hinzugezogen zur Vergröfserung seiner Regio respiratoria, in-

dem von den Oberkieferfortsätzen die horizontalen Gaumenfortsätze dem unteren Rand der Nasenscheidewand entgegenwachsen, mit ihm verschmelzen und den harten und den weichen Gaumen erzeugen.

7) Das Geruchsorgan erfährt eine weitere Vergröfserung seiner für respiratorische Zwecke dienenden Binnenräume a) durch Faltenbildung seiner Schleimhaut, durch welche die Nasenmuscheln entstehen, b) durch Ausstülpung seiner Schleimhaut in die angrenzenden Teile des knorpeligen und des knöchernen Kopfskeletts (Bildung der Siebbeinzellen, der Stirn-, Keilbein- und Highmorshöhlen).

8) Am Geruchsgrübchen bildet sich frühzeitig eine besondere Vertiefung des äufseren Keimblattes als Anlage des JACOBSONschen Organs mit einem besonderen Ast des Riechnerven.

9) Das JACOBSONsche Organ kommt entfernt von der Regio olfactoria an den Grund der Nasenscheidewand zu liegen.

10) Als Rest der Gaumenspalte, der ursprünglichen Verbindung zwischen Nasenhöhle und Mundhöhle, erhalten sich die STENSONschen Gänge vieler Säugetiere, die Canales incisivi des Menschen.

VI. Entwicklung der Haut mit Nebenorganen. 1) Die Entwicklung der Haare wird bei menschlichen Embryonen dadurch eingeleitet, dafs sich Fortsätze von der Keimschicht der Oberhaut, die Haarkeime, in die Tiefe senken.

2) Am Grund der Haarkeime legt sich durch Wucherung des Bindegewebes die blutgefäfsführende Haarpapille an.

3) Der epitheliale Haarkeim sondert sich: a) durch Verhornung eines Teils der Zellen in ein junges Haar, b) in eine lebhaft wuchernde, zwischen dem Haarschaft und der Papille gelegene Zellschicht, in die Haarzwiebel, welche das Material zum Wachstum des Haares liefert, c) in die äufsere und die innere Wurzelscheide.

4) Um den epithelialen Teil der Haaranlage bildet sich der Haarbalg aus dem umgebenden Bindegewebe.

5) Die Nägel des Menschen entwickeln sich aus einem zum primären Nagelgrund modifizierten Bezirk der Epidermis durch Umwandlung des Stratum lucidum.

6) Die zuerst gebildete, dünne Nagelplatte wird eine Zeitlang noch von einer Schicht verhornter Zellen, dem Eponychium, überzogen, das im fünften Monat beim Menschen abgestofsen wird.

7) Die Milchdrüse ist ein Komplex alveolärer Drüsen.

8) Zuerst entsteht eine Verdickung der Keimschicht der Oberhaut und wandelt sich in das später durch einen Wall von der Umgebung abgesetzte und etwas vertiefte Drüsenfeld um.

9) Vom Grund des Drüsenfeldes wachsen die Anlagen alveolärer Drüsen in gröfserer Anzahl hervor.

10) Später erhebt sich das die Drüsenausführgänge enthaltende Drüsenfeld über die Hautoberfläche und wird zur Brustwarze.

11) Nach der Geburt wird vorübergehend eine geringe Menge milchartiger Flüssigkeit, die Hexenmilch, abgesondert.

Zwölftes Kapitel.

Die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

Schon im ersten Teil des Lehrbuchs (S. 61) sind die Gründe angegeben worden, welche es notwendig erscheinen lassen, aufser den vier epithelialen Keimblättern noch ein besonderes Zwischenblatt oder Mesenchym zu unterscheiden. Die Unterscheidung rechtfertigt sich auch durch den weiteren Fortgang der Entwicklung. Denn alle die verschiedenen Gewebe und Organe, welche sich von dem Zwischenblatt ableiten, lassen auch später noch in vielfacher Weise ihre enge Zusammengehörigkeit erkennen. In histologischer Hinsicht fafst man ja schon lange die verschiedenen Arten der Bindesubstanzen als eine Gewebsfamilie auf.

Ursprünglich ist die Aufgabe des Zwischenblattes, was namentlich bei niederen Tierstämmen, wie bei den Coelenteraten, auf das deutlichste hervortritt, eine Füll- und Stützmasse zwischen den Epithelblättern zu bilden. Daher steht es auch in seiner Ausbreitung zu diesen in enger Abhängigkeit. Wenn die Keimblätter sich nach aufsen in Falten erheben, dringt es zwischen die Faltenblätter als Stützlamelle mit ein; wenn die Keimblätter nach innen sich einfalten, nimmt es die sich sondernden Teile auf, wie bei den Wirbeltieren das Nervenrohr, die quergestreiften Muskelmassen, das sekretorische Drüsenparenchym, Augenbecher und Hörbläschen, und liefert ihnen eine besondere, sich ihnen anpassende Umhüllung (Hirnhäute, Perimysium, Bindesubstanz der Drüsen). Infolgedessen gestaltet sich auch das Zwischenblatt zu einem aufserordentlich komplizierten Gerüste in demselben Mafse um, als die Keimblätter durch Aus- und Einfaltung und Abschnürung einzelner Teile in reicherer Weise gegliedert und in die verschiedensten Organe zerlegt werden. Aufserdem aber gewinnt das Zwischenblatt, besonders bei den Wirbeltieren, noch durch seine eigene grofse Umbildungsfähigkeit einen verwickelten Bau, nämlich auf dem Wege histologischer Sonderung oder durch Gewebsmetamorphose; es gibt so einer grofsen Reihe verschiedener Organe, den knorpeligen und knöchernen Skeletteilen, den Fascien, Aponeurosen und Sehnen, den Blutgefäfsen und Lymphdrüsen etc. den Ursprung. Daher wird es hier am Platze sein, etwas näher auf das Prinzip der histologischen Differenzierung einzugehen und namentlich zu untersuchen, in welcher Weise es bei der Entstehung gesonderter Organe im Mesenchym beteiligt ist.

Die ursprünglichste und einfachste Form des Mesenchyms ist das Gallertgewebe. Nicht nur herrscht es bei niederen Tierstämmen allein vor, sondern es entwickelt sich auch bei allen Wirbeltieren

zuerst aus den embryonalen Zellen des Zwischenblattes und ist hier der Vorläufer und die Grundlage für alle übrigen Formen der Stützsubstanz. Es bleibt bei niederen Wirbeltieren, auch wenn sie ausgewachsen sind, an manchen Orten bestehen; bei den Säugetieren und dem Menschen dagegen schwindet es frühzeitig und wandelt sich in zwei höhere Formen der Stützsubstanz, entweder in fibrilläres Bindegewebe oder in Knorpelgewebe um. Das erstgenannte Gewebe entsteht, indem in die gallertige Grundsubstanz von ihren Zellen, die bald zerstreut, bald dichter liegen, Bindegewebsfasern, die aus Collagen bestehen und beim Kochen Leim geben, ausgeschieden werden. Anfangs spärlich vorhanden, nehmen die leimgebenden Fasern an Masse bei älteren Tieren immer mehr zu. So führen vom Gallertgewebe die Übergangsformen des fötalen oder unreifen Bindegewebes zum reifen, fast ausschliefslich aus Fasern und ihren Bildungszellen bestehenden Bindegewebe hinüber. Dieses ist einer sehr mannigfaltigen Verwendung im Organismus fähig, je nachdem seine Fasern sich in verschiedenen Richtungen regellos durchflechten oder parallel zueinander gelagert und zu besonderen Strängen und Zügen angeordnet sind. Dadurch läfst es in Verbindung mit anderen aus den Keimblättern hervorgegangenen Teilen sehr verschiedenartige Organe zustande kommen. Hier bildet es eine Grundlage für flächenartig ausgebreitete Epithellagen und erzeugt mit ihnen das aus Epidermis, Lederhaut und subkutanem Bindegewebe zusammengesetzte Integument, die verschiedenen Schleimhäute und die serösen Häute. Dort verbindet es sich mit quergestreiften Muskelmassen, ordnet sich unter ihrem Zug in parallel angeordnete, straffe Faserbündel um und liefert Sehnen und Aponeurosen. Wieder an anderen Orten gestaltet es sich zu festen, bindegewebigen Blättern, die zur Trennung oder Umhüllung von Muskelmassen dienen, zu den Zwischenmuskelbändern und Muskelbinden.

Das zweite Umwandlungsprodukt des primären Mesenchyms, der Knorpel, entwickelt sich in der Weise, dafs an einzelnen Stellen das embryonale Gallertgewebe durch Wucherung zellenreicher wird, und dafs die Zellen Chondrin oder Knorpelgrundsubstanz zwischen sich ausscheiden. Die durch den Verknorpelungsprozefs entstandenen Teile übertreffen an Festigkeit die übrigen Arten der Stützsubstanz, das gallertige und das leimgebende Zwischengewebe, in erheblicher Weise; sie sondern sich von ihrer weicheren Umgebung schärfer ab und werden vermöge ihrer besonderen physikalischen Eigenschaften zur Übernahme besonderer Funktionen geeignet. Teils dienen die Knorpel zum Offenhalten von Kanälen (Knorpel des Kehlkopfes und Bronchialbaums), teils zum Schutze lebenswichtiger Organe, um welche sie eine feste Hülle bilden (knorpelige Schädelkapsel, Labyrinthkapsel, Wirbelkanal etc.), teils zur Stütze von Fortsatzbildungen der Körperoberfläche (Extremitätenknorpel, Kiemenstrahlen etc.). Zugleich bieten sie feste Angriffspunkte für die in das Mesenchym eingebetteten Muskelmassen, von denen benachbarte Teile mit ihnen in festere Verbindung treten. Auf diese Weise ist durch histologische Metamorphose ein gesonderter Skelettapparat entstanden, der in demselben Mafse an Komplikation zunimmt, als er mannigfachere Beziehungen zur Muskulatur gewinnt.

Knorpel- und Bindegewebe endlich sind abermals einer histologischen Metamorphose fähig, indem sich aus ihnen unter Abscheidung

von Kalksalzen die letzte Form der Stützsubstanz, das **Knochengewebe**, entwickelt. **Es gibt also Knochen, die aus einer knorpeligen, und andere, die aus einer bindegewebigen Grundlage** entstanden sind. Mit ihrem Auftreten wird der Skelettapparat bei den Wirbeltieren seiner höchsten Vollendung entgegengeführt.

Wenn schon das Mesenchym durch solche Vorgänge einen aufserordentlich hohen Grad von Gliederung und eine grofse Vielgestaltigkeit erfahren hat, so sind hiermit die histologischen Sonderungsprozesse, die sich in ihm abspielen, gleichwohl noch nicht erschöpft. Um beim Stoffwechsel des Organismus die Vermittlerrolle zu spielen und sowohl den einzelnen Organen die Nahrungssäfte zuzuführen als auch die bei den chemischen Prozessen in den Geweben unbrauchbar gewordenen Stoffe, sowie die überschüssigen Säfte wieder wegzuleiten, sind in der gallertigen oder bindegewebigen Grundsubstanz Kanäle und Lücken entstanden, in welchen sich Blut und Lymphe fortbewegen. Aus diesen ersten Anfängen ist ein sehr zusammengesetzter Apparat von Organen hervorgegangen. Es stellen die gröfseren Hohlräume Arterien und Venen dar und haben eigenartig gebaute, mit glatten Muskelzellen und elastischen Fasern ausgestattete, dickere Wandungen erhalten, an denen sich drei verschiedene Schichten als Tunica intima, media und adventitia unterscheiden lassen. Ein kleiner Teil der Blutbahn, durch Reichtum an Muskelzellen besonders ausgezeichnet, ist zu einem Fortbewegungsapparat der Flüssigkeit, dem Herzen, geworden. Die in dem Flüssigkeitsstrom des Körpers kreisenden Elementarteile, Blut- und Lymphzellen, bedürfen, je komplizierter der Stoffwechsel wird, um so mehr der Erneuerung. Dies führt zur Entstehung besonderer, als Brutstätte für Lymphkörperchen dienender Organe. Im Verlauf der Lymphgefäfse und Lymphspalten finden an einzelnen Stellen im Bindegewebe besonders intensive Zellenwucherungen statt. Die bindegewebige Gerüstsubstanz nimmt hier die besondere Modifikation des retikulären oder adenoiden Gewebes an. Der sich bildende Überschufs an Zellen tritt in die vorbeifliefsende Lymphbahn über. Je nachdem die lymphoiden Organe einen einfacheren oder zusammengesetzteren Bau aufweisen, werden sie als solitäre und aggregierte Follikel, als Lymphknoten und Milz unterschieden. Endlich bildet sich an sehr vielen Stellen des Zwischenblattes, wie namentlich im ganzen Verlauf des Darmkanals, glattes Muskelgewebe aus.

Nach diesem kurzen Überblick über die Differenzierungsprozesse im Zwischenblatt gehen wir zur speziellen Entwicklungsgeschichte der aus ihm hervorgehenden Organsysteme, besonders des Blutgefäfs- und des Skelettsystems, über.

I. Die Entwicklung des Blutgefäfssystems.

Das Gefäfssystem der Wirbeltiere läfst sich auf eine sehr einfache Grundform zurückführen, nämlich auf zwei Blutgefäfsstämme, von denen der eine oberhalb, der andere unterhalb des Darms in der Längsrichtung des Körpers verläuft. Der dorsale Längsstamm, die Aorta, liegt in dem Ansatz des dorsalen Mesenteriums, durch welches der Darm an der Wirbelsäule befestigt ist, der andere Stamm dagegen ist in das ventrale Mesenterium eingebettet, soweit überhaupt ein solches bei den Wirbeltieren noch zur Anlage kommt; er wandelt

sich fast ganz zum Herzen um. Das Herz ist daher nichts anderes als ein eigenartig entwickelter, mit besonders starken Muskelwandungen versehener Teil eines Hauptblutgefäfses.

A. Die Entwicklung des Herzens, des Herzbeutels und Zwerchfells.

1) **Die erste Anlage des Herzens.** Hier sind zwei verschiedene Typen zu unterscheiden, von denen sich der eine bei den Selachiern, Ganoiden, Amphibien und Cyklostomen, der andere bei den höheren Wirbeltieren, den Reptilien, Vögeln und Säugetieren, vorfindet.

Bei den Amphibien, deren Verhältnisse wir der Beschreibung des ersten Typus zugrunde legen wollen, entsteht das Herz sehr weit vorn am embryonalen Körper, unterhalb des Schlunddarmes oder der Kopfdarmhöhle (Fig. 331). Bis in diese Gegend dehnt sich die embryonale Leibeshöhle (*lh*) aus und erscheint auf dem Querschnitt zu beiden Seiten der Medianebene als ein enger Spalt. Beide Hälften der Leibeshöhle werden durch ein ventrales Gekröse (*vhg*) voneinander-

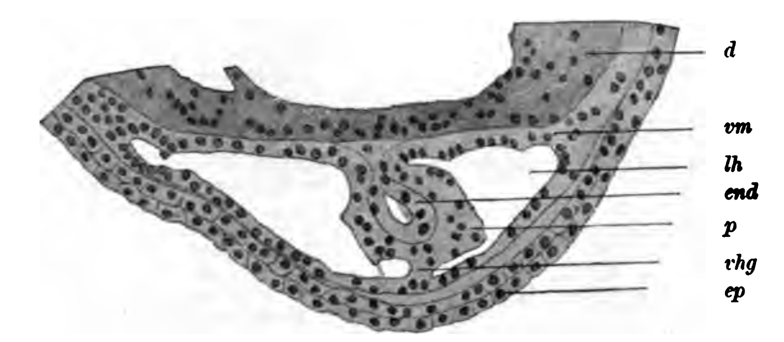


Fig. 331. **Querschnitt durch die Herzgegend von einem Embryo von Salamandra maculosa, bei welchem der vierte Schlundbogen angedeutet ist.** Nach Rabl.

d Darmepithel, *vm* viscerales Mittelblatt, *ep* Epidermis, *lh* vorderer Teil der Leibeshöhle (Herzbeutelbrusthöhle), *end* Endokard, *p* Perikard, *vhg* vorderes Herzgekröse (Mesocardium anterius).

getrennt, durch welches die untere Fläche des Schlunddarmes mit der Rumpfwand verbunden ist. In der Mitte des Gekröses sind seine beiden Blätter, aus denen es sich entwickelt hat, etwas auseinandergewichen und lassen einen kleinen Hohlraum, die primitive Herzhöhle, hervortreten. Diese wird von einer einfachen Zellenlage umgeben, welche sich später zum inneren Herzhäutchen oder zum Endokard (*end*) entwickelt. Nach aufsen davon sind die angrenzenden Zellen des mittleren Keimblattes verdickt; sie liefern das Material, aus welchem die Herzmuskulatur (das Myokard) und die oberflächliche Herzhaut (*p*) (Pericardium viscerale) entsteht. Oben und unten wird die Herzanlage einerseits an dem Schlunddarm (*d*), anderseits an der Rumpfwand durch den Rest des Gekröses befestigt, der sich als ein dünnes Häutchen erhält. Wir bezeichnen diese beiden Partien als die Aufhängebänder des Herzens, als hinteres und vorderes Herzgekröse (Mesocardium posterius und anterius) (*vhg*). Von einem Herzbeutel ist zu dieser Zeit noch nichts zu sehen, wenn wir nicht

als solchen den vorderen Abschnitt der Leibeshöhle bezeichnen wollen, aus welchem sich, wie der weitere Verlauf lehren wird, hauptsächlich der Herzbeutel herleitet.

Beim zweiten Typus nimmt das Herz aus zwei getrennten, weit voneinander abstehenden Hälften seine Entstehung, wie die Befunde beim Hühnchen und Kaninchen aufs deutlichste lehren. Beim

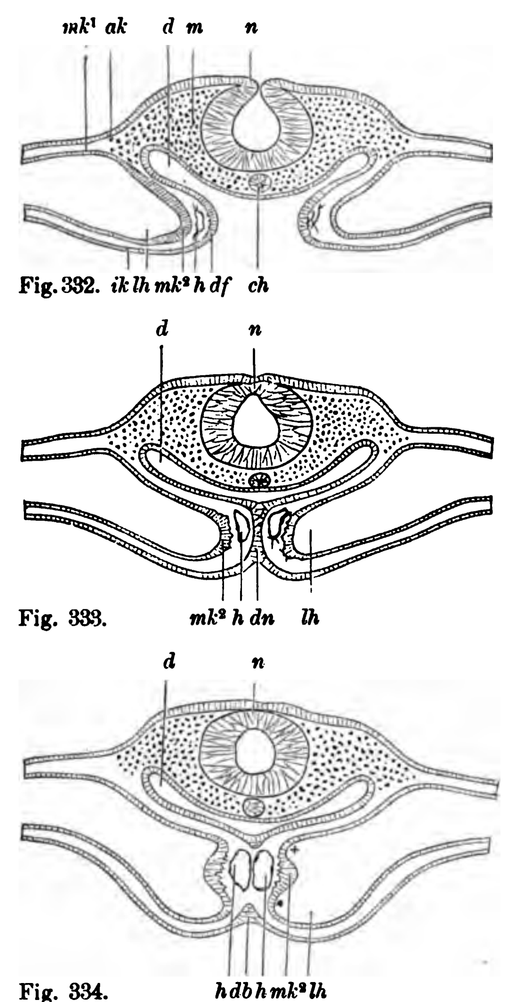


Fig. 332—334. **Drei Schemata, um die Bildung des Herzens beim Hühnchen zu erläutern.** *n* Nervenrohr, *m* Mesenchym des Kopfes, *d* Darmhöhle, *df* Falten der Darmplatte, in denen sich die Endothelsäckchen des Herzens anlegen, *h* Endothelsäckchen des Herzens, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt, *mk*¹ parietales Mittelblatt, *mk*² viscerales Mittelblatt, aus dessen verdickter Stelle sich die Herzmuskulatur entwickelt, *dn* Darmnaht, in welcher die beiden Darmfalten verschmolzen sind, *db* Teil des Darmdrüsenblattes, der sich vom Epithel der Kopfdarmhöhle in der Darmnaht abgetrennt hat und dem Dotter aufliegt, † dorsales Mesocardium oder Herzgekröse, * ventrales Herzgekröse.

Fig. 332. Das jüngste Stadium zeigt die Einfaltung der Darmplatte, infolge deren sich die Kopfdarmhöhle bildet. In den Firsten der Darmfalten haben sich zwischen innerem Keimblatt und visceralem Mittelblatt die beiden Endothelsäckchen des Herzens angelegt.

Fig. 333. Etwas älteres Stadium. Die beiden Darmfalten (Fig. 332 *df*) sind in der Darmnaht (*dn*) zusammengetroffen, so daſs beide Endothelsäckchen des Herzens in der Medianebene unterhalb der Kopfdarmhöhle dicht zusammenliegen.

Fig. 334. Ältestes Stadium. Der die Kopfdarmhöhle (*d*) auskleidende Teil des Darmdrüsenblattes hat sich in der Darmnaht (Fig. 333 *dn*) vom übrigen Teil des Darmdrüsenblattes, der dem Dotter aufliegt (*db*), abgetrennt, so daß beide Endothelsäckchen des Herzens aneinanderstoſsen und etwas später verschmelzen. Sie liegen in einem von den visceralen Mittelblättern gebildeten Herzgekröse, Mesocardium, an welchem man einen oberen und unteren Teil (Mesocardium superius † und Mesocardium inferius *) unterscheiden kann. Durch das Herzgekröse wird die primitive Leibeshöhle vorübergehend in zwei Abteilungen getrennt.

Hühnchen lassen sich die ersten Spuren seiner Anlage schon bei Embryonen mit 4—6 Ursegmenten zu einer Zeit nachweisen, wo die Keimblätter noch flächenartig ausgebreitet sind, und wo die Kopfdarmhöhle in der ersten Entwicklung begriffen ist. Letztere entsteht,

wie schon früher (S. 131) hervorgehoben wurde, dadurch, dafs sich die Darmplatten zusammenlegen und einander entgegenwachsen. Untersucht man nun die Firsten der eben in Bildung begriffenen Darmfalten näher (Fig. 332 *df*), so bemerkt man, dafs an ihnen das viscerale Mittelblatt etwas verdickt ist, sich aus gröfseren Zellen zusammensetzt und von dem Darmdrüsenblatt durch einen wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt wird. In letzterem liegen einige isolierte Zellen, die später eine kleine Höhle, die primitive Herzhöhle (*h*), umgrenzen. Hierbei nehmen die Zellen eine mehr endotheliale Beschaffenheit an. Während die Darmfalten einander entgegenwachsen, vergröfsern sich die beiden Endothelschläuche und treiben den verdickten Teil des visceralen Mittelblattes vor sich her, so dafs er einen flachen, wulstartigen Vorsprung in die primitive Leibeshöhle bildet. Diese dehnt sich auch bei den Embryonen der

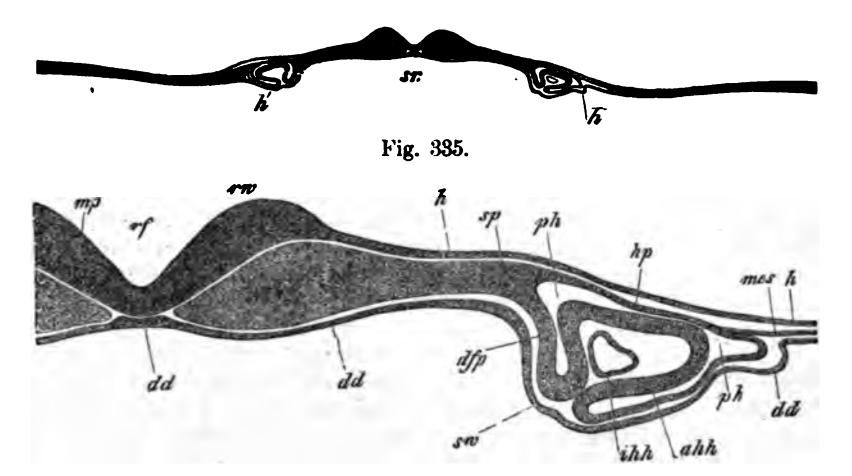


Fig. 336.

Fig. 335 u. 336. **Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von gleichem Alter wie in Fig. 132.** Aus Kölliker.

Fig. 336 ist ein Teil von Fig. 335 in stärkerer Vergröfserung.

rf Rückenfurche, *mp* Medullarplatte, *rw* Rückenwulst, *h* äufseres Keimblatt, *dd* inneres Keimblatt, *dd'* Chordaverdickung desselben, *sp* ungeteiltes Mittelblatt, *hp* parietales, *dfp* viscerales Mittelblatt, *ph* Perikardialteil der Leibeshöhle, *ahh* Muskelwand des Herzens, *ihh* Endothelschicht des Herzens, *mes* seitliches, ungeteiltes Mittelblatt, *sw* Darmfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet.

höheren Wirbeltiere nach vorn in der embryonalen Anlage, gleichwie bei den Amphibien, bis zum letzten Schlundbogen aus und hat hier den besonderen Namen der Halshöhle oder Parietalhöhle erhalten.

Bei älteren Embryonen (Fig. 333) haben sich die beiden Darmfalten in der Medianebene mit ihren Firsten getroffen, wobei natürlich auch die beiden Herzschläuche nahe aneinander gerückt sind. Es tritt dann ein Verschmelzungsprozefs zwischen den entsprechenden Teilen der beiden Darmfalten ein. Zuerst verschmelzen die Darmdrüsenblätter untereinander. Auf diese Weise entsteht (Fig. 333) unter der Chorda dorsalis (*ch*) die Kopfdarmhöhle (*d*); sie löst sich darauf vom übrigen Teile des Darmdrüsenblattes (Fig. 334 *db*) ab, welcher dem Dotter aufliegen bleibt und zum Dottersack wird. Unter

der Kopfdarmhöhle sind die beiden Herzschläuche nahe zusammengerückt, so dafs ihre beiden Hohlräume nur noch durch ihre eigene Endothelwand voneinander getrennt werden. Durch Einreifsen derselben geht bald aus ihnen ein einfacher Herzschlauch (*h*) hervor. Er wird nach der Leibeshöhle zu vom visceralen Mittelblatt (mk^2) überzogen, dessen Zellen sich im Bereich der Herzanlage durch gröfsere Länge auszeichnen und das Material für die Herzmuskulatur liefern, während das innere, endotheliale Häutchen nur zum Endokard wird.

Die ganze Herzanlage liegt, wie bei den Amphibien, in einem ventralen Mesenterium, dessen oberer Teil, der vom Herzen zur Kopfdarmhöhle reicht (Fig. 334 †), auch hier als dorsales Herzgekröse oder Mesocardium posterius, und dessen unterer ventraler Teil (*) als Mesocardium anterius bezeichnet werden kann. Das letztere bildet sich bei den Hühner-Embryonen, sowie sich der Herzschlauch zu verlängern und S-förmig zu krümmen beginnt, sehr frühzeitig zurück.

Ähnliche Befunde liefern Durchschnitte durch acht und neun Tage alte Kaninchen-Embryonen, bei denen die paarigen Anlagen des Herzens (Fig. 335 u. 336) sich sogar noch früher als beim Hühnchen, schon zu einer Zeit entwickeln, wo das flächenartig ausgebreitete Darmdrüsenblatt sich noch nicht einzufalten begonnen hat. (Man vergleiche auch die Erklärung der beiden Figuren 335 u. 336.)

Bei den eben skizzierten Entwicklungsprozessen läfst sich die Frage aufwerfen, in welchem Verhältnis die paarige und die unpaare Anlage des Herzens zueinander stehen. Hierauf ist zu erwidern, dafs die unpaare Anlage des Herzens, welche sich bei den niederen Wirbeltieren vorfindet, auch als die ursprüngliche zu betrachten ist. Auf sie läfst sich die doppelte Herzbildung, so abweichend sie auch auf den ersten Blick zu sein scheint, doch in ungezwungener Weise zurückführen. Ein einfacher Herzschlauch kann sich bei den höheren Wirbeltieren deswegen nicht entwickeln, weil zur Zeit, wo seine Bildung erfolgt, ein Kopfdarm noch gar nicht existiert, sondern nur die Anlage dazu in dem flächenhaft ausgebreiteten Darmdrüsenblatt gegeben ist. Es sind die Teile, welche die ventrale Wand des Kopfdarmes später ausmachen, und in welchen sich das Herz entwickelt, noch in zwei Bezirke getrennt; sie liegen noch links und rechts in einiger Entfernung von der Medianebene. Wenn daher zu dieser Zeit schon die Herzbildung vor sich gehen soll, so mufs sie in den getrennten Bezirken erfolgen, welche sich beim Einfaltungsprozefs zum einfachen, ventralen Bezirk verbinden. Es müssen also zwei Gefäfshälften entstehen, die gleich den beiden Darmfalten nachträglich verschmelzen.

2) **Die Umwandlung des Herzschlauchs in ein gekammertes Herz.** In der ersten Zeit der embryonalen Entwicklung zeichnet sich das Herz, das als gerader Schlauch in das Mesocardium eingebettet ist (Fig. 331), durch ein sehr bedeutendes, namentlich in der Längsrichtung vor sich gehendes Wachstum aus; es wird daher bald gezwungen, sich in der Halshöhle zu einer S-förmigen Schlinge zusammenzukrümmen (Fig. 269). Es nimmt dann am Hals eine derartige Stellung ein, dafs die Krümmung des S, welche die Dottervenen empfängt, oder sagen wir kurz, der venöse Abschnitt nach hinten und links, die andere Krümmung oder der arterielle Abschnitt, welcher die Aortenbogen abgibt, nach vorn und rechts zu liegen kommt (Fig. 337). Bald aber ändert sich die Ausgangsstellung (Fig. 337 u. 345), indem die beiden Krümmungen des S eine andere

Lage zueinander einnehmen. Der venöse Abschnitt bewegt sich kopfwärts, der arterielle dagegen mehr nach entgegengesetzter Richtung, bis beide nahezu in derselben Querschnittsebene liegen. Dabei drehen

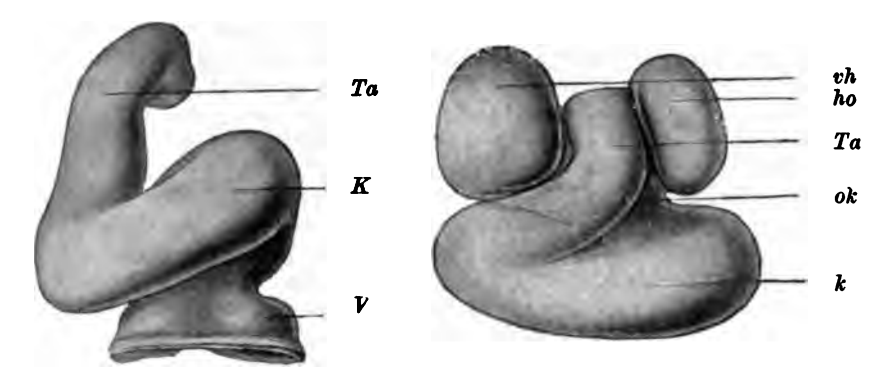


Fig. 337. Fig. 338.

Fig. 337. **Herz eines menschlichen Embryo von 2,15 mm Körperlänge (Embryo Lg).** Nach His.
K Kammer, *Ta* Truncus arteriosus, *V* venöses Ende des S-förmig gekrümmten Herzschlauchs.

Fig. 338. **Herz eines menschlichen Embryo von 4,3 mm Nl. (Embryo Bl).** Nach His.
k Kammer, *Ta* Truncus arteriosus, *ok* Ohrkanal (Canalis auricularis), *vh* Vorhof mit den Herzohren *ho* (Auriculae cordis).

sie sich auch um die Längsachse des Embryo, und zwar rückt die venöse Schleife mehr dorsalwärts, die arterielle dagegen ventralwärts. Von vorn gesehen, decken sich beide, nur bei seitlicher Ansicht ist die S-förmige Krümmung des Herzschlauchs deutlich zu erkennen. Durch den sich vergröfsernden Herzschlauch wird der vorderste Abschnitt der Leibeshöhle schon jetzt und noch mehr auf späteren Stadien stark ausgedehnt und erzeugt einen weit nach aufsen vorspringenden, sehr dünnwandigen Höcker (Fig. 346). Da das Herz den Höcker vollständig ausfüllt, nur von der dünnen, durchscheinenden und eng anliegenden Rumpfhaut, der Membrana reuniens inferior von Rathke, überzogen, sieht es aus, als ob es zu dieser Zeit ganz aufserhalb des embryonalen Körpers gelegen sei.

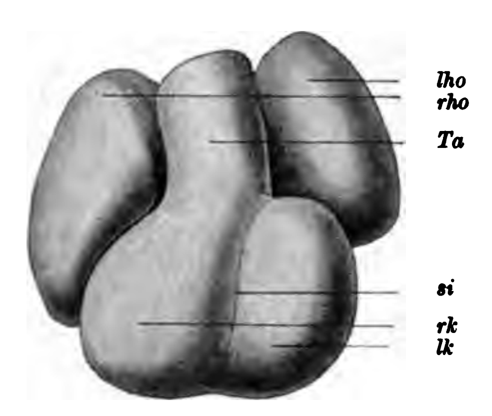


Fig. 339. **Herz eines menschlichen Embryo der fünften Woche.** Nach His.
rk, *lk* rechte, linke Kammer, *si* Sulcus interventricularis, *Ta* Truncus arteriosus, *lho*, *rho* linkes, rechtes Herzohr.

Nach Ablauf der Drehungen vollzieht sich am S-förmig gekrümmten Schlauch auch eine Sonderung in mehrere hintereinandergelegene Abteilungen (Fig. 338 u. 340). Es setzen sich der weiter gewordene venöse und der arterielle Teil durch

eine tiefe Einschnürung (*ok*) gegeneinander ab und können nun als Vorhof (Atrium) (*vh*) und Kammer (*k*) (Ventriculus), sowie die verengte Stelle zwischen beiden nach einer von HALLER eingeführten Bezeichnung als Ohrkanal (*ok*) unterschieden werden. Der Vorhof gewinnt dabei eine auffällige Gestalt, indem seine beiden Seitenwände weite Aussackungen, die Herzohren (*ho*) (Auriculae cordis), entwickeln; letztere wenden sich mit ihrem freien Rande, der bald auch einige Einkerbungen erhält, nach vorn und legen sich später immer mehr um den arteriellen Teil des Herzens, um den Truncus arteriosus (*Ta*) und einen Teil der Kammeroberfläche herum.

Der Ohrkanal (Fig. 340) ist eine bei Embryonen gut unterschiedene, engere Stelle des Herzschlauchs. Indem sich sein Endothelrohr in sagittaler Richtung stark abplattet, bis seine Wandschichten beinahe zur Berührung kommen, wird die Verbindung zwischen Vorhof und Kammer zu einer engen, queren Spalte. Hier entwickeln sich später die Atrioventrikularklappen.

Die Kammeranlage stellt vorübergehend einen gekrümmten Schlauch dar (Fig. 337 u. 338 *k*), welcher aber bald seine Form verändert. Denn schon frühzeitig macht sich an seiner vorderen und hinteren Fläche eine seichte, von oben nach unten verlaufende Furche bemerkbar, der Sulcus interventricularis (Fig. 339 *si*), und läfst äufserlich eine linke und eine rechte Kammerhälfte unterscheiden. Die letztere ist die engere und setzt sich nach oben in den Truncus arteriosus (*Ta*) fort, dessen Anfang etwas erweitert ist und als Bulbus bezeichnet wird. Zwischen Bulbus und Kammer liegt eine nur wenig verengte Stelle, das Fretum Halleri, an welchem sich später die Semilunarklappen anlegen.

Während der äufserlich sichtbaren Formveränderung gehen auch in der feineren Struktur der Herzwände, die zuerst aus zwei ineinandergesteckten Schläuchen bestehen, die durch einen mit Gallerte gefüllten Zwischenraum getrennt sind, einige Veränderungen vor sich. Das innere oder endotheliale Rohr stellt im allgemeinen ein ziemlich naturgetreues Abbild des Muskelschlauches dar, doch so, dafs an ihm die engeren und die weiteren Abschnitte schärfer voneinander abgesetzt sind; „es verhält sich seiner Form nach zum Gesamtherzen, als ob es ein stark geschrumpfter, innerer Ausgufs desselben wäre“ (HIS). Das äufsere Rohr wird zum Muskelschlauch und läfst schon zu der Zeit, wo die S-förmige Krümmung eingetreten ist, deutliche Züge von Muskelfibrillen erkennen. Auf späteren Stadien machen sich in der Entwicklung Unterschiede zwischen Vorhof und Kammer bemerkbar. Am Vorhof verdickt sich die Muskelwand gleichmäfsig zu einer kompakten Platte, welcher sich das Endothelrohr unmittelbar von innen anlegt. An der Kammer dagegen findet gleichsam eine Auflockerung der Muskelwand statt. Es bilden sich zahlreiche, kleine Balken von Muskelzellen, welche in den oben erwähnten Zwischenraum zwischen den beiden Schläuchen vorspringen und sich untereinander zu einem grofsmaschigen Netzwerk vereinigen. Bald legt sich das Endothelrohr des Herzens, indem es nach aufsen Aussackungen treibt, den Muskelbalken innig an und umgibt jeden einzelnen mit einer besonderen Hülle (HIS). So entstehen in der schwammförmig gewordenen Wand der Kammer zahlreiche von Endothel ausgekleidete Spalträume, welche nach der Oberfläche des Herzens abgeschlossen

sind, aber mit dem zentralen Binnenraum kommunizieren und wie dieser den Blutstrom in sich aufnehmen.

Das embryonale Herz des Menschen und der Säugetiere gleicht in seiner ersten Beschaffenheit, wie sie bisher beschrieben worden ist, dem Herzen der niedrigsten Wirbeltiere: der Fische. Hier wie dort besteht es aus einer das Venenblut aus dem Körper aufnehmenden Abteilung, dem Vorhof, und aus einem das Blut in die arteriellen Gefäfse hineintreibenden Abschnitt, der Kammer. Dementsprechend ist auch der Blutkreislauf noch ein einfacher, ein einheitlicher. Dies ändert sich im Tierreich wie im embryonalen Leben mit der Entwicklung der Lungen, mit deren Auftreten eine Verdoppelung des Herzens und des Blutkreislaufs angebahnt wird. Die Veränderung erklärt sich aus dem Lageverhältnis der beiden Lungen zu dem Herzen. Die Lungen nämlich entstehen in nächster Nähe des Herzens durch Ausstülpung aus dem Vorderdarm (Fig. 346 *lg*). Sie empfangen daher auch ihr Blut aus einem dem Herzen ganz nahe gelegenen Arterienstamm, aus dem letzten, vom Truncus arteriosus sich abzweigenden Aortenbogen; desgleichen geben sie das Lungenvenenblut direkt wieder dem Herzen zurück, und zwar durch kurze Stämme, die Lungenvenen, welche links von den grofsen Venenstämmen, ursprünglich zu einem einzigen Sammelgefäfs vereint (BORN, RÖSE), in den Vorhof einmünden. Somit gelangt das unmittelbar aus dem Herzen in die Lungen strömende Blut auch unmittelbar wieder zum Herzen zurück. Hierin ist die Vorbedingung für einen doppelten Kreislauf gegeben. Er wird in die Erscheinung treten, wenn sich der Lungen- und der Körperblutstrom auf der kurzen Strecke der Gefäfsbahn, welche beide gemeinsam durchlaufen (Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus), durch Scheidewände voneinander absetzen.

Der Trennungsprozefs beginnt im Wirbeltierstamm bei den Dipneusten und Amphibien, bei welchen die Lungenatmung zum ersten Male eintritt und die Kiemenatmung verdrängt; bei den amnioten Wirbeltieren vollzieht er sich während ihrer embryonalen Entwicklung, indem sich Scheidewände bilden, welche Vorhof und Kammer in getrennte linke und rechte Abteilungen und den Truncus arteriosus in Arteria pulmonalis und Aorta zerlegen.

Die Scheidewände entstehen in jeder der drei genannten Abteilungen des Herzens getrennt für sich. Am Vorhof, der eine Zeitlang den weitesten Abschnitt des Herzschlauchs darstellt (Fig. 340), macht sich beim Menschen schon in der vierten Woche eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte (*lv* u. *rv*) bemerkbar, indem an seiner hinteren und oberen Wand sich ein Vorsprung in senkrechter Richtung bildet: die erste Andeutung der Vorhofsscheidewand (*vs*) oder das Septum atriorum. Beide Hälften unterscheiden sich schon jetzt dadurch, dafs sie verschiedene Venenstämme aufnehmen. In die rechte Abteilung ergiefsen die Dotter- und Nabelvenen sowie die erst später zu besprechenden CUVIERschen Gänge ihr Blut, aber nicht direkt und durch einzelne besondere Öffnungen, sondern nachdem sie sich zuvor in der Nähe des Herzens untereinander zu einem grofsen venösen Sinus (*sr*) (dem Sinus venosus oder Sinus reuniens) verbunden haben. Derselbe liegt dem Vorhof unmittelbar an und kommuniziert

mit ihm durch eine in der hinteren Wand gelegene, weite Öffnung, die links und rechts von je einer grofsen Venenklappe (*) begrenzt wird. In die linke Abteilung mündet nahe der Vorhofsscheidewand nur ein kleines Gefäfs, das in schräger Richtung die Herzmuskulatur durchsetzt; es ist die oben erwähnte unpaare Lungenvene, die gleich aufserhalb des Vorhofs aus vier Ästen entsteht, von denen je zwei von einem der in Anlage begriffenen Lungenflügel herkommen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wächst nun die Vorhofsscheidewand allmählich von oben nach unten herab, bis sie die Mitte des Ohrkanals trifft (Fig. 341 *si*). Auf diese Weise würden schon früh zwei völlig abgetrennte Vorhöfe zustande kommen, wenn sich nicht im oberen Teil der Scheidewand, noch während sie nach unten herabwächst, eine Öffnung gebildet hätte, das spätere Foramen ovale, welches bis zur Zeit der Geburt zwischen beiden Abteilungen eine

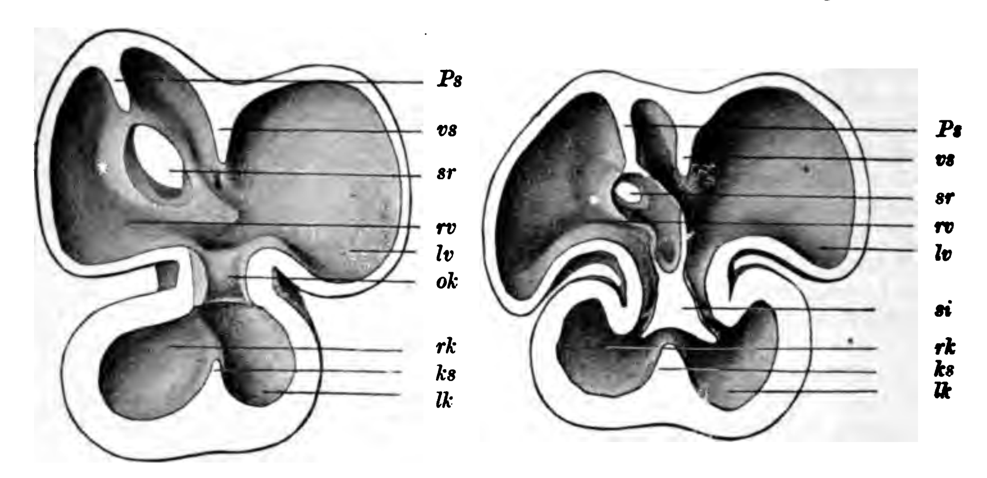


Fig. 340. Fig. 341.

Fig. 340. **Herz eines menschlichen Embryo von 10 mm Nl., hintere Hälfte des geöffneten Herzens.** Nach His.

ks Kammerscheidewand, *lk*, *rk* linke, rechte Kammer, *ok* Ohrkanal, *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof, *sr* Einmündung des Sinus reuniens, *vs* Vorhofsscheidewand [Vorhofssichel (His), Septum primum (Born),] * Eustachische Klappe, *Ps* Septum Spurium.

Fig. 341. **Hintere Hälfte eines geöffneten Herzens eines menschlichen Embryo der fünften Woche.** Nach His.

ks Kammerscheidewand, *lk*, *rk* linke, rechte Kammer, *si* unterer Teil der Vorhofsscheidewand [Septum intermedium (His)], *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof, *sr* Einmündung des Sinus reuniens, *vs* Vorhofsscheidewand [Vorhofssichel (His), Septum secundum (Born)], *Ps* Septum spurium, * Eustachische Klappe.

Verbindung herstellt (Fig. 341). Die Öffnung ist entweder dadurch entstanden, dafs sich das Septum atriorum in einem Bezirk verdünnt hat oder eingerissen ist, oder dadurch, dafs es an dieser Stelle von Anfang an überhaupt unvollständig gewesen ist, wie es denn beim Hühnchen z. B. von mehreren kleinen Löchern durchbohrt ist. Später weitet sich dann das Foramen ovale noch mehr aus, indem es sich den jeweiligen Zirkulationsbedingungen anpafst.

Das Herabwachsen der Vorhofsscheidewand hat noch zur unmittelbaren Folge die Trennung des Ohrkanals in die linke und die rechte

Atrioventrikularöffnung (vergl. Fig. 340 *ok* u. 341). Die Öffnung des Ohrkanals in die Kammer oder das Foramen atrioventriculare commune (Fig. 342 *F.av.c*) stellt nämlich einen von links nach rechts verlaufenden Spalt dar, der beiderseits von zwei wulstigen Lippen (*o.ek* u. *u.ek*) (den Atrioventrikularlippen LINDES oder den Endothelkissen SCHMIDTS) begrenzt wird. Die Wülste sind aus einer Wucherung des Endokards hervorgegangen und bestehen aus einer gallertigen Bindesubstanz und einem Endothelüberzug. Mit ihnen verschmilzt alsbald die Vorhofsscheidewand, wenn sie bis zum Ohrkanal herabgewachsen ist, längs ihres freien, unteren Randes (Fig. 341 *si*); dadurch wird der Ohrkanal in eine linke und rechte Atrioventrikularöffnung (Ostium atrioventriculare sinistrum und dextrum) (Fig. 343 *F.av.d* u. *F.av.s*) zer-

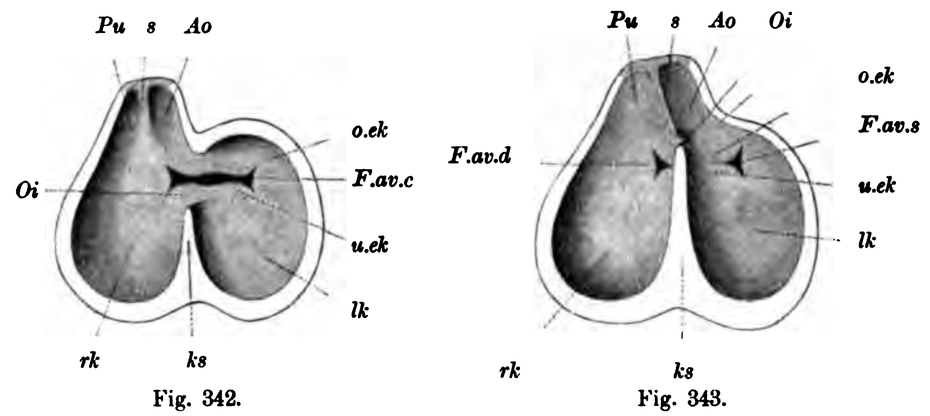


Fig. 342. Fig. 343.

Fig. 342 u. 343. **Zwei Schemata** (nach BORN), **um die Lageverschiebungen des Ostium atrioventriculare zum Ostium interventriculare, sowie die Trennung der Ventrikel und grofsen Arterien zu verdeutlichen.** Die Ventrikel sind halbiert gedacht; man sieht in die hintere Hälfte, in welcher übrigens zur Vereinfachung des Bildes die Herzbalken etc. weggelassen sind.

Fig. 342. **Herz von Kaninchen-Embryonen von 3,5—5,8 mm Kopfl.** Die Kammer ist durch die Kammerscheidewand (*ks*) bis auf das Ostium interventriculare (*Oi*) in eine linke und rechte Hälfte zerlegt. Das Foramen atrioventriculare commune (*F.av.c*) reicht mit seinem rechten Ende in den rechten Ventrikel hinein; die Endokardkissen sind ausgebildet.

Fig. 343. **Herz von Kaninchen-Embryonen von 7,5 mm Kopfl.** Die Endokardkissen des Foramen atrioventriculare commune sind verschmolzen, und dadurch ist das F. atrioventr. com. jetzt getrennt in ein For. atrioventr. dextrum (*F.av.d*) und sinistrum (*F.av.s*). Die Kammerscheidewand (*ks*) ist mit den Endokardkissen ebenfalls verschmolzen und noch bis zur Scheidewand (*s*) des Truncus arteriosus hinaufgewachsen. Der Rest des Ostium interventriculare (*Oi*) bildet durch seinen Verschlufs das Septum membranaceum.

rk, *lk* rechte und linke Kammer, *ks* Kammerscheidewand, *Pu* Art. pulmonalis, *Ao* Aorta, *s* Scheidewand des Truncus arteriosus, *Oi* Ostium interventriculare, *F.av.c* Foramen atrioventriculare commune, *F.av.d* und *F.av.s* Foramen atrioventriculare dextrum und sinistrum, *o.ek*, *u.ek* oberes und unteres Endothel- oder Endokardkissen.

legt, und gleichzeitig wird der die Öffnung ursprünglich begrenzende, dorsale und ventrale Endokardwulst ein jeder in seiner Mitte halbiert (*o.ek* und *u.ek*). Die dorsalen Teilstücke verschmelzen alsdann mit den entsprechenden Stücken der entgegengesetzten Seite und erzeugen so an dem unteren Rande der Vorhofsscheidewand (Fig. 341 *si*) zwei neue Wülste, von denen der eine in die linke, der andere in die rechte

Atrioventrikularöffnung vorspringt und die Grundlage für je eine mediale Zipfelklappe abgibt.

Nicht viel später als der Vorhof beginnt auch die Kammer ihre Scheidewand zu erhalten. Am Ende des ersten Monats hat sich ihre Muskulatur erheblich verdickt. Muskelbalken sind entstanden, die in das Innere der Kammer weit vorspringen und sich untereinander zu einem schwammigen Gewebe verbinden, dessen zahlreiche Spalten mit der eng gewordenen Herzhöhle zusammenhängen und gleichfalls den Blutstrom hindurchpassieren lassen. An einer Stelle ist die Muskulatur besonders verdickt und bildet eine nach innen vorspringende, halbmondförmige Falte: die Anlage der Kammerscheidewand (Septum ventriculorum) (Fig. 340—343 *ks*). Die Falte nimmt von der unteren und hinteren Wand der Kammer ihren Ursprung in der Gegend, welche durch den schon früher erwähnten Sulcus interventricularis (Fig. 339 *si*) äufserlich gekennzeichnet ist. Ihren freien Rand hat sie nach oben gerichtet und wächst mit ihm dem Arterienbulbus und der Atrioventrikularöffnung entgegen. Letztere liegt ursprünglich mehr in der linken Hälfte der Kammer (Fig. 342 *F.av.c.*), erst allmählich rückt sie mehr nach rechts herüber und nimmt schliefslich eine solche Stellung ein, dafs die Kammerscheidewand bei ihrem Emporwachsen sie gerade in der Mitte trifft und der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand gegenüber mit ihr verschmilzt (Fig. 341 u. 343). Die Trennung der Kammer ist beim Menschen schon in der siebenten Woche eine vollständige. Aus dem Vorhof, dessen beide Abteilungen durch das ovale Fenster verbunden sind, wird jetzt das Blut durch ein linkes und rechtes Ostium atrioventriculare in eine linke und in eine rechte vollständig getrennte Kammer übergeleitet.

Die beiden Atrioventrikularöffnungen sind bei ihrer Entstehung eng; sie werden teils von den oben erwähnten, an der Scheidewand vorspringenden Endokardwülsten umsäumt, teils von entsprechenden Wucherungen des Endokards an ihrer lateralen Cirkumferenz. Die membranösen Vorsprünge lassen sich primitiven Taschenklappen, wie sie auch im Arterienbulbus zur Anlage kommen, vergleichen (Gegenbaur); sie bilden den Ausgangspunkt für die Entwicklung der mächtigen Atrioventrikularklappen.

Es bleibt uns jetzt noch die Zweiteilung des Truncus arteriosus und die definitive Umgestaltung des Vorhofs zu untersuchen übrig. Etwa zur Zeit, wo die Scheidewandbildung in der Kammer erfolgt, plattet sich der aus ihr entspringende Truncus arteriosus etwas ab und erhält eine spaltförmige Höhle. An den platten Seiten treten zwei leistenförmige Verdickungen auf (Fig. 342 u. 343 *s*), wachsen einander entgegen und zerlegen die Höhlung, indem sie verschmelzen, in zwei auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Gänge. Jetzt markiert sich auch äufserlich der Eintritt der im Innern geschehenen Trennung durch zwei Längsfurchen in ähnlicher Weise, wie an der Kammer die Scheidewandbildung durch den Sulcus interventricularis angedeutet wird. Die beiden durch Teilung entstandenen Kanäle sind die Aorta und die Pulmonalis (*Ao* und *Pu*). Eine Zeitlang sind sie noch mit einer gemeinsamen Adventitia umgeben, dann weichen sie weiter auseinander und werden auch äufserlich getrennt. Der ganze Trennungsprozefs im Truncus arteriosus verläuft unabhängig von der Entwicklung einer Scheidewand in der Kammer, wie er denn oben zuerst beginnt und von da aus nach abwärts fortschreitet. Ganz

zuletzt tritt das Aortenseptum auch in den Kammerraum selbst ein (Fig. 343 *s* u. *ks*), setzt sich mit der dort selbständig entwickelten Kammerscheidewand in Verbindung, liefert den als Pars membranacea bekannten Teil (*Oi*) und vollendet so die Sonderung der Abflufsbahnen aus dem Herzen; die Aorta wird der linken, die Pulmonalis der rechten Kammer zugeteilt.

Die Pars membranacea bezeichnet also am ausgebildeten Herzen die Stelle, an welcher die Trennung zwischen linkem und rechtem Herzen zuletzt zustande gekommen ist (Fig. 343 *Oi*). „Sie ist gleichsam der Schlufsstein in der definitiven Scheidung des primitiven einfachen Herzschlauches in die vier sekundären Herzräume, wie wir sie bei den Vögeln und Säugetieren finden.“ (Röse.) In vergleichend-anatomischer Beziehung bietet diese Stelle noch dadurch ein besonderes Interesse dar, dafs bei den Reptilien an ihr eine Öffnung zwischen beiden Kammern, das Foramen Panizzae, dauernd bestehen bleibt.

Schon vor der Trennung des Truncus arteriosus haben sich auch die Semilunarklappen als vier Wülste, die aus Gallertgewebe mit einem Überzug vom Endothel bestehen, an der als Fretum Halleri bezeichneten, verengten Stelle angelegt. Zwei von ihnen werden bei der Scheidung des Truncus in Aorta und Pulmonalis halbiert. Auf jedes Gefäfs kommen daher jetzt drei Wülste, die durch Schrumpfung des Gallertgewebes die Form von Taschen annehmen. Ihre Anordnung wird aus der Entwicklung verständlich, wie das nebenstehende Schema (Fig. 344) zeigt. „Indem der ursprünglich einheitliche Bulbus arteriosus (*A*) sich in zwei Kanäle (*B*) scheidet, verteilen sich die knötchenförmigen Anlagen von ursprünglich vier Klappen derart, dafs eine vordere und die vorderen Hälften der beiden seitlichen auf den vorderen Arterienstamm (die Pulmonalis), eine hintere und die hinteren Hälften der beiden seitlichen auf den hinteren Arterienstamm (Aorta) treffen.“ (Gegenbaur.)

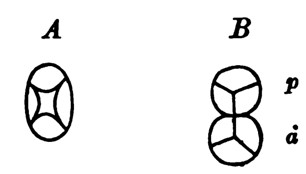


Fig. 344. **Schema zur Anordnung der Arterienklappen.** Aus Gegenbaur.
A Ungeteilter Truncus arteriosus mit vier Klappenanlagen. *B* Teilung in Pulmonalis (*p*) und Aorta (*a*), deren jede drei Klappen besitzt.

Was schliefslich noch den Vorhof betrifft, so erfahren hier der schon auf S. 345 erwähnte Venensinus, die Einmündung der Lungenvenen und das ovale Loch wichtige Veränderungen. Der Venensinus geht als selbständige Bildung zugrunde, indem er allmählich in die Wand des Vorhofs mit aufgenommen wird. Die grofsen Venenstämme, die ursprünglich ihr Blut in ihn ergossen haben, und die sich mittlerweile in die obere und die untere Hohlvene und in den Sinus coronarius umgebildet haben, wovon der Abschnitt D das Nähere bringt, münden infolgedessen direkt in die rechte Hälfte des Vorhofs ein und rücken hier nach und nach weiter auseinander. Von den beiden Klappen, welche, wie früher erwähnt wurde, den Eingang des Venensinus umsäumten, verkümmert die linke (Fig. 340 u. 341), die rechte (*) dagegen erhält sich an der Einmündung der unteren Hohlvene und des Sinus coronarius und sondert sich diesen entsprechend in einen gröfseren und kleineren Abschnitt; der erstere wird zur Valvula Eustachii, der letztere zur Valvula Thebesii.

Die vier Lungenvenen vereinigen sich eine Zeitlang zu einem gemeinsamen, kurzen Stamm, der in die linke Hälfte des Vorhofs einmündet. Später weitet sich das gemeinsame Endstück beträchtlich aus und wird in ähnlicher Weise wie der Venensinus in die Herzwand mit aufgenommen. Infolgedessen öffnen sich dann die vier Lungenvenen getrennt und direkt in den Vorhof.

Das ovale Loch, dessen Entstehung früher geschildert wurde, unterhält während des ganzen embryonalen Lebens eine weite Verbindung zwischen den beiderseitigen Vorhöfen. Es wird von hinten und unten begrenzt durch die Vorhofsscheidewand, eine bindegewebige Membran, die später den Namen der Valvula foraminis ovalis erhält (Fig. 341). Auch von oben und vorn bildet sich eine schärfere Umgrenzung aus, indem eine Muskelleiste von der Vorhofswand nach innen vorspringt, die vordere Vorhofssichel oder der Limbus Vieussenii (*vs*). Im dritten Monat sind alle diese Teile schon sehr deutlich entwickelt; es reicht die Valvula foraminis ovalis schon bis nahe zum verdickten Rand der vorderen muskulösen Sichel heran, weicht aber mehr schräg in den linken Vorhofsteil hinein, so dafs ein weiter Spalt offenbleibt und dem Blute der unteren Hohlvene den Eintritt in den linken Vorhofsteil gestattet. Nach der Geburt legen sich vordere und hintere Falte mit ihren Rändern aneinander und verschmelzen mit nicht seltenen Ausnahmen vollständig. Die hintere Falte liefert den häutigen Verschlufs des Foramen ovale, die vordere erzeugt mit ihrem verdickten, muskulösen Rand oben und vorn den Limbus Vieussenii. Hiermit hat das Herz seine bleibende Ausbildung erlangt.

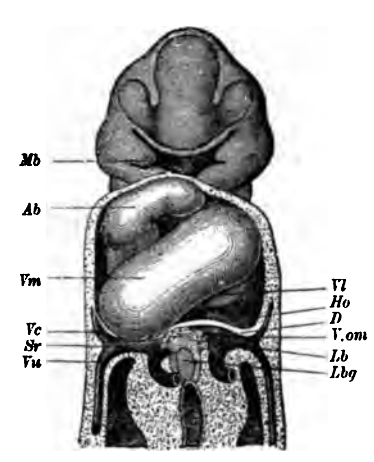


Fig. 345. **Menschlicher Embryo** (*Lg*, His) **von 2,15 mm Nackenlänge.** Konstruktionsbild nach His (Menschliche Embryonen). Vergr. 40fach.

Mb Mundbucht, *Ab* Aortenbulbus, *Vm* Ventrikelmittelteil, *Vc* Vena cava superior oder Ductus Cuvieri, *Sr* Sinus reuniens, *Vu* Vena umbilicalis, *Vl* linker Teil des Ventrikels, *Ho* Herzohr, *D* Diaphragma, *V.om* Vena omphalomesenterica, *Lb* solide Leberanlage, *Lbg* Lebergang.

Während der Herzschlauch die komplizierten Sonderungen erfährt, verändert er seine Lage im embryonalen Körper und erhält frühzeitig eine besondere Umhüllung durch den Herzbeutel. Im Zusammenhang damit bildet sich das Zwerchfell als Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle aus.

3) **Die Entwicklung des Herzbeutels und Zwerchfells. Die Sonderung der primären Leibeshöhle in Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle.** Ursprünglich besitzt die Leibeshöhle eine sehr weite Ausdehnung im embryonalen Körper, denn sie läfst sich bei den niederen Wirbeltieren bis in die Kopfanlage hinein verfolgen, wo sie die Schlundbogenhöhlen liefert. Nachdem sich diese geschlossen haben, wobei aus den Zellen ihrer Wandungen Muskeln den Ursprung nehmen, reicht die Leibeshöhle nach vorn bis an den letzten Schlundbogen heran und stellt einen weiten Raum (Fig. 345) dar, in welchem sich das Herz im Mesocardium entwickelt, und welchen wir daher als

primitiven Herzbeutel (cavité péricardique primitive von BRACHET) benennen wollen. Ältere Bezeichnungen für ihn sind Halshöhle (REMAK), Parietalhöhle (HIS) oder Herzbeutelbrusthöhle. Der primitive Herzbeutel wird um so mehr ausgedehnt, je mehr sich der Herzschlauch bei seinem starken Wachstum in Windungen legt, und namentlich wird seine ventrale Wand bruchsackartig zwischen Kopf und Nabel des Embryo nach aufsen hervorgetrieben (Fig. 346). Ferner beginnt sich schon frühzeitig eine Abgrenzung gegen die spätere Bauchhöhle zu bilden durch eine Querfalte, das Septum transversum (Fig. 345 u. 346 *z + l*), welches von der vorderen und seitlichen Rumpfwand seinen Ausgang nimmt und dorsal- und medianwärts (Fig. 346 *z + l*) mit freiem Rand in die primitive Leibeshöhle vorspringt. Es bezeichnet den Weg, welchen das Endstück der Vena omphalomesenterica nimmt, um zum Herzen zu gelangen. Später finden sich

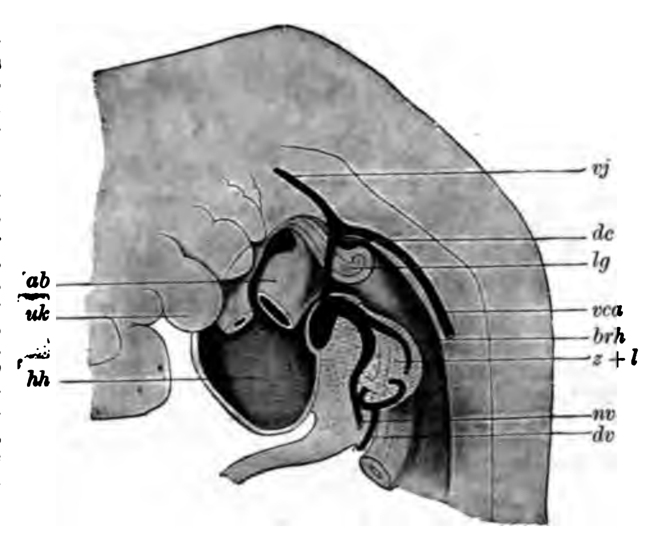


Fig. 346. **Sagittalkonstruktion eines menschlichen Embryo von 5 mm Nackenlänge** (Embryo *R*, HIS), **um die Entwicklungsgeschichte des Herzbeutels und des Zwerchfells zu erläutern.** Nach HIS. *ab* Aortenbulbus, *brh* Brusthöhle (Recessus parietalis, HIS), *hh* Herzbeutelhöhle, *dc* Ductus Cuvieri, *dv* Dottervene, *nv* Nabelvene, *vca* Kardinalvene, *vj* Jugularvene, *lg* Lunge, *z + l* Anlage des Zwerchfells und der Leber, *uk* Unterkiefer.

im Septum sämtliche Venenstämme eingebettet, welche in den Vorhofssinus des Herzens einmünden (Fig. 345 u. 346), die Dotter- und die Nabelvenen und die CUVIERschen Gänge (*dc*), welche das Blut aus den Rumpfwandungen sammeln. Mit der Entwicklung der Venen steht also die Ausbildung der Querfalte im engsten Zusammenhang, die sich zwischen den Venensinus des Herzens und den Magen einschiebt und mit beiden, sowie mit dem ventralen Mesenterium zusammenhängt. Das Septum enthält (Fig. 346 *z + l*) kaudalwärts reichliches, mit Blutgefäfsen versehenes Bindegewebe, in welches während der Entwicklung der Leber das Netzwerk der Lebercylinder hineinwächst. In demselben Mafse, als dies geschieht, nimmt es an Dicke zu (Fig. 345 *Lb + Lbg*) und schliefst jetzt zwei verschiedene Anlagen ein, kopfwärts eine Substanzplatte, in welcher die CUVIERschen Gänge und andere Venen zum Herzen verlaufen, das primäre Zwerchfell, kaudalwärts die beiden Leberlappen, welche in die Leibeshöhle als Wülste vorspringen.

Durch das Septum transversum wird allmählich der primitive Herzbeutel von der Bauchhöhle fast vollständig geschieden bis auf

zwei enge Kanäle (Fig. 346 *brh*) (Brustfortsätze der Rumpfhöhle, His, Ductus pleuropericardiaci, Brachet), welche zu beiden Seiten des an der Wirbelsäule befestigten Darmrohrs eine Verbindung nach hinten herstellen. Die beiden Kanäle (*brh*) nehmen die beiden Lungenanlagen (*lg*) auf, wenn sie aus der vorderen Wand des Darmrohrs hervorwachsen. Sie werden später zu den beiden Brust- oder Pleurahöhlen (*brh*), während der mit ihnen kommunizierende, gröfsere Raum (*hh*), in welchem sich das Herz entwickelt hat, zur definitiven Herzbeutelhöhle wird. Letztere nimmt die ganze Bauchseite des Embryo ein, die Brusthöhlen dagegen liegen ganz dorsalwärts an der hinteren Rumpfwand.

Die drei ursprünglich zusammenhängenden Räume trennen sich später voneinander; zuerst wird der Herzbeutel selbständig. Den Anstofs dazu geben die Cuvierschen Gänge (Fig. 346 *dc*). Ein Stück von ihnen verläuft vom Rücken her, wo es aus dem Zusammenflufs der Jugular- und Kardinalvenen entsteht, an der Seitenwand des Rumpfes nach abwärts zum Septum transversum (Fig. 346 *dc*), in dessen dorsalen, freien Rand sie eingeschlossen sind; es drängt dabei das Brustfell in die Herzbeutelhöhle hinein und erzeugt auf diese Weise die Pleuroperikardial- oder Herzbeutelfalte. Indem die Falte immer weiter nach innen vorgeschoben wird, verengt sie mehr und mehr die Kommunikation zwischen Herzbeutelhöhle (*hh*) und den beiden Brusthöhlen (*brh*), schliefslich hebt sie dieselbe ganz auf, wenn sie mit ihrem freien Rande bis zu dem Mediastinum posterius, in welchem die Speiseröhre liegt, vorgewachsen ist und mit ihm verschmilzt. Durch diese Wanderung der Cuvierschen Gänge erklärt sich auch die Lage der später von oben in den Herzhof mündenden, oberen Hohlvene, die sich vom Cuvierschen Gange herleitet. Ursprünglich in der Seitenwand des Rumpfes gelegen, ist sie mit ihrem Endabschnitt später in das Mediastinum eingeschlossen.

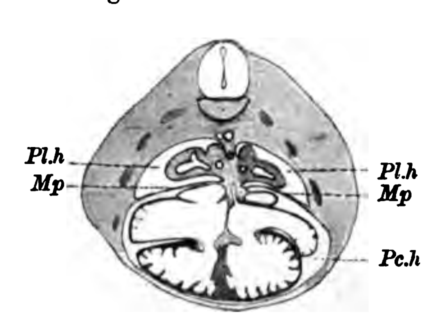


Fig. 347. **Querschnitt durch die Brustregion eines Kaninchen-Embryo vom 15. Tage.** Nach Hochstetter. *Mp* Membrana pleuropericardiaca, *Pc.h* Perikardialhöhle, *Pl.h* Pleurahöhle.

Nach Abschlufs des Herzbeutels hängen die engen, röhrenförmigen Brusthöhlen (Fig. 346 *brh*) noch eine Zeitlang nach hinten mit der Bauchhöhle zusammen. Die Lungenanlagen (*lg*) wachsen währenddem weiter in sie hinein und treffen schliefslich mit ihren Spitzen auf die obere Fläche der gröfser gewordenen Leber. An diesen Stellen kommt es dann auch zum Verschlufs. Von der seitlichen und hinteren Rumpfwand springen Falten vor (die Pfeiler Uskows, Membranes pleuroperitoneales von Brachet und Swaen), verschmelzen mit dem Septum transversum und bilden so den Dorsalteil des Zwerchfells: das Septum pleuroperitoneale. Am Zwerchfell kann man daher einen ventralen, älteren und einen dorsalen, jüngeren Abschnitt unterscheiden. Wenn, was zuweilen geschieht, die Verschmelzung unterbleibt, so ist die Folge davon eine Zwerchfellshernie, d. h. eine dauernde Verbindung der Bauch- und Brust-

höhle vermittels einer Bruchpforte, durch welche Darmschlingen in die Brusthöhle eintreten können.

Wenn sich der Abschlufs der vier grofsen, serösen Höhlen des Körpers gegeneinander vollzogen hat, müssen die einzelnen Organe noch weitgehende Lageveränderungen erfahren, damit der fertige Zustand erreicht wird. Nimmt doch der Herzbeutel anfangs die ganze ventrale Seite der Brust ein und hängt in grofser Ausdehnung mit der vorderen Brustwand und mit der oberen Fläche des Zwerchfells zusammen. Ferner ist das Zwerchfell an seiner ganzen unteren Fläche mit der Leber verbunden. Die Lungen liegen versteckt in engen Röhren am Rücken des Embryo (Fig. 347).

Bei den Lageveränderungen kommen zwei Faktoren in Betracht (Fig. 348). Mit der Ausdehnung der Lungen (*lg*) breiten sich die Brusthöhlen (*pl p*) immer mehr ventralwärts aus und spalten dabei die Wand des Herzbeutels (*pc*) oder das Perikard einerseits von der seitlichen und vorderen Brustwand, anderseits auch von der Oberfläche des Zwerchfells ab. So wird das Herz (*ht*) mit seinem Beutel Schritt für Schritt nach der Medianebene verdrängt, wo es zusammen mit den grofsen Gefäfsen (*ao*), mit der Speiseröhre (*al*) und der Luftröhre eine Scheidewand, das Mediastinum, zwischen der stark vergröfserten linken und rechten Brusthöhle bilden hilft. Der Herzbeutel grenzt dann nur noch in einem kleinen Bezirk nach vorn an die Brustwand (*st*), nach unten an das Zwerchfell an.

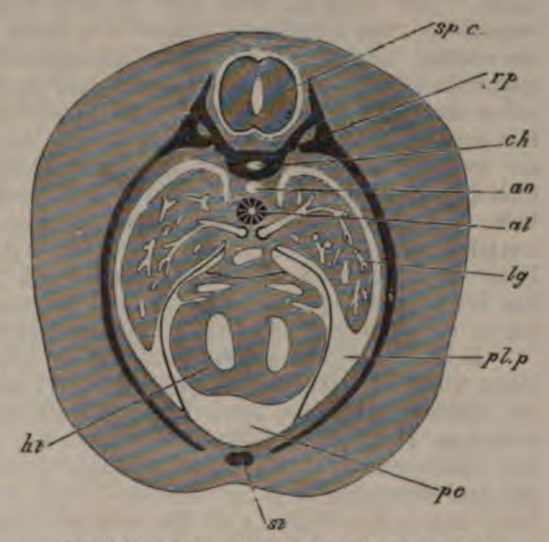


Fig. 348. **Querschnitt durch einen älteren Kaninchen-Embryo, um die Umwachsung der Perikardialhöhle durch die Pleurahöhlen zu zeigen.** Aus Balfour.

ht Herz, *pc* Herzbeutel oder Perikardialhöhle, *pl.p* Brust- oder Pleurahöhle, *lg* Lunge, *al* Darmrohr, *ao* Rückenaorta, *ch* Chorda, *rp* Rippe, *st* Brustbein, *sp c* Rückenmark.

Der zweite Faktor ist die Isolierung der Leber vom primären Zwerchfell, mit welchem sie zum Septum transversum vereint war. Sie geschieht dadurch, dafs am Rand der Leber das Bauchfell, welches anfangs nur ihre untere Fläche überzieht, auch auf die obere Fläche sich schlägt und sie vom primären Zwerchfell bis auf zwei Bänder, die sich zwischen beiden ausspannen, ablöst. Ein Zusammenhang erhält sich erstens in dem schon früher (S. 207) besprochenen Ligamentum suspensorium hepatis und zweitens nahe der hinteren Rumpfwand in dem Kranzband (Lig. coronarium hepatis), welches in dem Abschnitt, der über den Bandapparat der Leber gehandelt hat (S. 207), unberücksichtigt bleiben mufste.

Das Zwerchfell erhält schliefslich noch seine bleibende Beschaffenheit, indem von der Rumpfwand Muskeln, die Abkömmlinge zweier Halsmyotome (KOLLMANN), in die Bindegewebslamelle hineinwachsen und sie in zwei Blätter spalten, in die Pleura diaphragmatica und in den Bauchfellüberzug.

B. Die ersten Entwicklungszustände der grofsen Gefäfse. Dotterkreislauf, Allantois- und Plazentarkreislauf.

Zur Zeit, wo das Herz noch ein einfacher Schlauch ist, setzt er sich an beiden Enden in Blutgefäfsstämme fort, die sich gleichzeitig mit ihm angelegt haben. Das vordere oder arterielle Ende des Herzschlauchs verlängert sich in ein unpaares Gefäfs, den Truncus arteriosus, der noch unterhalb der Kopfdarmhöhle nach vorn verläuft. Der Truncus teilt sich in der Gegend des ersten Schlundbogens in zwei Schenkel, welche von links und rechts her die Kopfdarmhöhle umfassen und zur Rückenfläche des Embryos im Bogen emporsteigen. Hier biegen sie um und verlaufen dann in der Längsachse des embryonalen Körpers bis zum Schwanzende nach rückwärts. Die beiden Gefäfse sind die primitiven Aorten (Fig. 131 u. 137 *ao*): sie nehmen oberhalb des Darmdrüsenblattes, zu beiden Seiten der Chorda dorsalis, ihren Weg unter den Ursegmenten. Sie geben seitliche Äste ab, unter denen sich bei den Amnioten die Arteriae omphalo-mesentericae durch bedeutendere Gröfse auszeichnen. Diese begeben sich zum Dottersack und führen zum gröfsten Teil das Blut aus den beiden primitiven Aorten in den Gefäfshof hinein, wo es den Dotterkreislauf durchmacht.

Beim Hühnchen, dessen Verhältnisse ich der Darstellung zugrunde legen will (Fig. 349), verlassen die beiden Dotterarterien *R.Of.A, L.of.A* die Aorten in einiger Entfernung von ihrem Schwanzende und treten zwischen Darmdrüsenblatt und visceralem Mittelblatt seitwärts aus der embryonalen Anlage in den hellen Fruchthof hinein, durchsetzen ihn und verteilen sich im Gefäfshof. Sie lösen sich hier in ein enges Netz von Gefäfsröhren auf, die, wie ein Durchschnitt (Fig. 137) zeigt, zwischen dem Darmdrüsenblatt und visceralen Mittelblatt im Mesenchym liegen und nach aufsen gegen den Dotterhof durch ein gröfseres Randgefäfs (Fig. 349 *ST*), den Sinus terminalis, scharf abgegrenzt sind. Letzterer bildet einen überall geschlossenen Ring mit Ausnahme einer kleinen Stelle, die nach vorn und da gelegen ist, wo sich die vordere Amnionscheide entwickelt hat. Aus dem Gefäfshof sammelt sich das Blut in mehrere gröfsere Venenstämme, durch die es zum embryonalen Herzen zurückgeführt wird, in die Venae vitellinae anteriores, laterales und posteriores. Sie alle vereinigen sich in der Mitte des embryonalen Körpers jederseits zu einem unpaaren, starken Stamm, der Vena omphalo-mesenterica (*R.Of* u. *L.of*), die in das hintere Ende des Herzens (*H*) eintritt.

In dem Gefäfsnetz beginnt beim Hühnchen bereits am zweiten Brüttage die Blutbewegung sichtbar zu werden. Zu dieser Zeit ist das Blut noch eine helle Flüssigkeit, die nur wenig geformte Bestandteile besitzt. Denn die meisten Blutkörperchen liegen jetzt noch haufenweise an den Wandungen der Röhren, wo sie die schon früher erwähnten Blutinseln (Fig. 135 *i*) bilden, welche das rot gesprenkelte Aussehen des Gefäfshofs veranlassen. Die Herzkontraktionen,

durch welche das Blut in Bewegung gesetzt wird, sind am Beginn erst langsam, werden dann rascher und rascher. Ihr Mittel beträgt dann nach PREYER 130—150 Schläge in der Minute. Auch ist die Frequenz von äufseren Einflüssen sehr abhängig; sie steigt bei Erhöhung der Bebrütungstemperatur und sinkt bei jeder Abkühlung, also auch, wenn das Ei zur Beobachtung geöffnet wird. Zur Zeit, wo das Herz zu pulsieren beginnt, sind in dem Myokard noch keine Muskelfibrillen nachzuweisen; es ergibt sich hieraus die interessante Tatsache, dafs protoplasmatische, noch nicht differenzierte Zellen rhythmische, kräftige Kontraktionen auszuführen imstande sind.

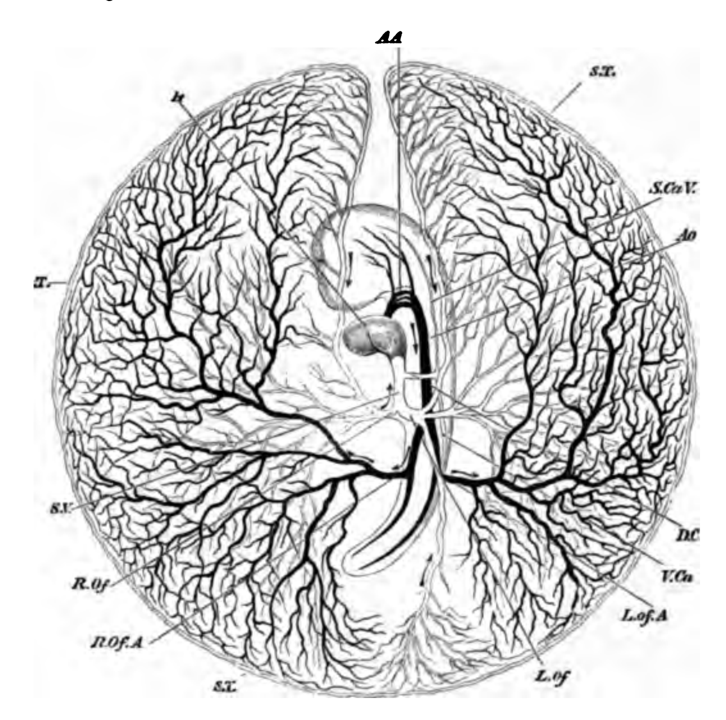


Fig. 349. Schema des Gefäfssystems des Dottersacks vom Hühnchen am Ende des dritten Brüttages. Nach BALFOUR.

Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt. Der Teil des dunkeln Fruchthofes, in welchem sich das dichte Gefäfsnetz gebildet hat, ist nach aufsen durch den Sinus terminalis scharf abgegrenzt und stellt den Gefäfshof her; nach aufsen von ihm liegt der Dotterhof. Die Umgebung des Embryos ist frei von einem Gefäfsnetz und wird nach wie vor als heller Fruchthof unterschieden.

H Herz, *AA* Aortenbogen, *Ao* Rückenaorta, *L.of.a* linke, *R.Of.A* rechte Dotterarterie, *S.T* Sinus terminalis, *L.Of* linke, *R.Of* rechte Dottervene, *S.V* Sinus venosus, *D.C* Ductus Cuvieri, *S.CaV.* obere, *V.Ca* untere Kardinalvene. Die Venen sind hell gelassen, die Arterien schwarz schattiert.

Der Dotterkreislauf hat eine doppelte Aufgabe. Einmal dient er dazu, das Blut mit Sauerstoff zu versorgen, wozu Gelegenheit geboten ist, da sich das ganze Gefäfsnetz oberflächlich ausbreitet. Zweitens dient er dazu, dem Embryo ernährende Substanzen zuzuführen. Unter dem Darmdrüsenblatt werden die Dotter-

elemente verflüssigt und in die Blutgefäfse aufgenommen, durch welche sie den in Teilung begriffenen Zellen zur Nahrung zugeführt werden.

Mit dem Dottergefäfssystem des Hühnchens stimmt das der Säugetiere im allgemeinen überein und unterscheidet sich von ihm nur in einigen nebensächlichen Punkten, welche nicht besprochen zu werden verdienen. Doch drängt sich wohl die Frage auf: Welche Bedeutung hat ein Dotterkreislauf bei den Säugetieren (Fig. 149 *ds*), bei denen das Ei nur mit wenig Dottermaterial ausgestattet ist?

Hier ist zweierlei im Auge zu behalten, erstens, dafs ursprünglich wohl die Eier der Säugetiere mit einem reicheren Dottermaterial gleich den Eiern der Reptilien ausgestattet waren (vergl. S. 141), und zweitens, dafs die nach dem Furchungsprozefs entstehende Keimblase sich sehr ausdehnt, und dafs sie in ihrem Innern mit einer eiweifsreichen Flüssigkeit erfüllt ist, die von den Wandungen der Gebärmutter geliefert wird. Aus ihr werden die Dottergefäfse wohl ebenfalls Nahrungsstoffe aufnehmen und dem Embryo zuführen, bis für eine andere ergiebigere Ernährung durch den Mutterkuchen gesorgt ist.

Aufser den Dottergefäfsen entsteht bei den höheren Wirbeltieren noch ein zweites Gefäfssystem, welches sich aufserhalb des Embryo in den Eihäuten ausbreitet und eine Zeitlang die übrigen Gefäfse des Körpers durch seine Mächtigkeit übertrifft. Es dient dem Allantoiskreislauf der Vögel und Reptilien, dem Plazentarkreislauf der Säugetiere.

Wenn sich beim Hühnchen der Harnsack (Fig. 144 u. 145 *al*) an der vorderen Wandung der Beckendarmhöhle hervorstülpt und als eine immer gröfser werdende Blase bald aus der Leibeshöhle heraus durch den Hautnabel in das Keimblasencoelom zwischen die seröse Hülle und den Dottersack hineinwächst, dann treten auch in seiner Wand zwei Blutgefäfse auf, die vom Ende der beiden primitiven Aorten hervorwachsen: die Nabelgefäfse (Arteriae umbilicales). Aus dem dichten Kapillarnetz, in welches sie sich aufgelöst haben, sammelt sich das Blut wieder in den beiden Nabelvenen (Venae umbilicales), die, am Nabel angelangt, sich zu den beiden Cuvierschen Gängen (siehe S. 361) begeben und ihr Blut in dieselben nahe an ihrer Einmündung in den Venensinus ergiefsen. Bald verkümmert das Endstück der rechten Vene, während die linke ihre Seitenäste aufnimmt und sich in demselben Mafse zu einem ansehnlicheren Stamm entwickelt. Sie verliert jetzt auch ihre ursprüngliche Einmündung in den Cuvierschen Gang, da sie mit der linken Lebervene (Vena hepatica revehens) eine Anastomose eingeht, die immer stärker wird und schliefslich den ganzen Blutstrom aufnimmt. Mit der linken Lebervene zusammen mündet dann die linke Umbilicalvene am hinteren Leberrand direkt in den Venensinus ein (Hochstetter).

Nabel- und Dottervene ändern während der Entwicklung ihren Durchmesser in entgegengesetzter Richtung: während der Dotterkreislauf gut ausgebildet ist, sind die Nabelvenen unscheinbare Stämmchen: später aber vergröfsern sie sich mit der Zunahme des Harnsackes, während die Venae omphalo-mesentericae sich in demselben Mafse zurückbilden, als der Dottersack durch Aufsaugung des Dotters kleiner wird und an Bedeutung verliert.

Was den Zweck des Umbilicalkreislaufes angeht, so dient er bei den Reptilien und den Vögeln dem Athmungsprozefs. Es schmiegt sich nämlich der Harnsack, wenn er gröfser geworden

ist, z. B. beim Hühnchen, dicht der serösen Hülle an, breitet sich nahe der Luftkammer und unter der Schale aus, so dafs das in ihm zirkulierende Blut mit der atmosphärischen Luft in Gasaustausch treten kann. Seine Bedeutung für die Athmung im Ei verliert er erst von dem Augenblick, wo das Hühnchen mit dem Schnabel die Eihüllen durchstöfst und nun die Luft aus der Luftkammer direkt einathmet. Denn jetzt ändern sich die Zirkulationsverhältnisse im ganzen Körper, da mit dem Eintritt des Athmungsprozesses die Lunge ein gröfseres Blutquantum aufzunehmen imstande ist, was eine Verkümmerung der Nabelgefäfse zur Folge hat. (Vergl. S. 137, 138.)

Eine noch wichtigere Rolle spielt der Umbilical- oder Plazentarkreislauf bei den Säugetieren. Denn hier leiten die beiden Nabelarterien das Blut zu der Placenta oder dem Mutterkuchen. Nachdem sich in diesem Organ das Blut mit Sauerstoff und ernährenden Substanzen beladen hat, fliefst es anfangs durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen wieder zurück.

C. Die Umwandlungen im Bereich des Arteriensystems.

Die grofsen Gefäfse, die am Anfang der Entwicklung angelegt werden, sind von denen des ausgebildeten Tieres oft sehr verschieden;

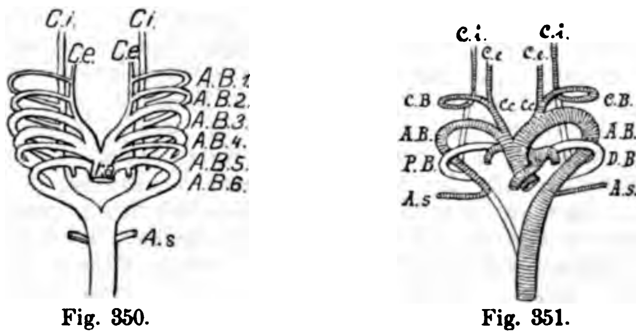


Fig. 350. Fig. 351.

Fig. 350. **Schema für die Aortenbogen der Säugetiere.** Nack Hochstetter.

A.B. Aortenbogen, *C.e* Carotis ext., *C.i* Carotis int., *Tr.a* Truncus arteriosus, *A.s* Art. subclavia.

Fig. 351. **Schema der Arterien, welche sich bei den Säugetieren aus den Aortenbogen und den Aortenwurzeln entwickeln.** Nach Hochstetter.

D.B Ductus Botalli, *A.B* Aortenbogen, *P.B* Pulmonalbogen, *A.s* Art. subclavia, *C.B* Karotidenbogen, *C.c* Carotis communis, *C.e* u. *C.i* Carotis ext. und C. int.

sie haben mannigfache Umwandlungen durchzumachen, von welchen diejenigen besonderes Interesse beanspruchen, welche sich an den grofsen Arterienstämmen in der Nähe des Herzens, an den Aortenbögen, abspielen. Bei allen Wirbeltieren nämlich entstehen zur Seite des Halses, wo sich die Kiemenspalten und Visceralbögen gebildet haben, im Verlaufe der letzteren auch gröfsere Gefäfse, deren Zahl sich nach neueren Untersuchungen auf sechs beläuft (Fig. 350 *A.B 1—6*). Ihren Ursprung nehmen sie von dem unterhalb des Schlunddarms verlaufenden Truncus arteriosus (Fig. 350), ziehen dann den Schlundbogen entlang zur Rückenfläche des Embryo empor und ver-

binden sich hier auf beiden Seiten der Wirbelsäule zu Längsgefäfsen, den beiden primitiven Aorten (Fig. 137 *ao*). Sie werden daher auch als die Aortenbogen, besser aber wohl als die Schlundbogengefäfse bezeichnet. Bei den durch Kiemen athmenden Wirbeltieren gewinnen sie eine Bedeutung für den Athmungsprozefs und verlieren frühzeitig ihre einfache Beschaffenheit. Aus ihrem ventralen Anfangsstück nehmen zahlreiche Seitenästchen ihren Ursprung und begeben sich zu den Kiemenblättchen, welche aus dem Schleimhautüberzug des Schlundbogens in grofser Anzahl entstanden sind; hier lösen sie sich in dichte Kapillarnetze auf. Aus diesen sammelt sich das Blut wieder in Venenstämmchen, die in das obere Ende des Schlundbogengefäfses einmünden. Je stärker die ventralen und dorsalen Seitenäste werden, um so mehr wird das Schlundbogengefäfs in seinem mittleren Teil unscheinbar. Dann hat es sich aufgelöst in ein Anfangsstück, die Kiemenarterie, die sich in zahlreichen Ästen zu den Kiemenblättchen begibt und in ein Kapillarnetz übergeht, und in ein oberes Stück, die Kiemenvene, welche das Blut wieder aufnimmt.

Da sich nun bei den Amnioten keine Kiemenblättchen entwickeln, kommt es bei ihnen auch nicht zur Bildung von Kiemenarterien und Venen, sondern es behalten die Schlundbogengefäfse ihre ursprünglich einfache Beschaffenheit. Sie sind aber zum Teil nur von kurzem Bestand; bald erleiden sie dadurch, dafs gröfsere Strecken vollständig zurückgebildet werden, tiefgreifende Metamorphosen, die sich bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren in etwas verschiedener Weise vollziehen. Hier soll nur eine Darstellung vom Menschen gegeben werden.

Schon bei menschlichen Embryonen, die wenige Millimeter lang sind, teilt sich der aus dem einfachen Herzschlauch hervorgehende Truncus arteriosus in der Nähe des ersten Visceralbogens in einen linken und einen rechten Ast, welche den Schlunddarm umfassen und oben in die beiden primitiven Aorten übergehen. Es ist das erste Paar der Schlundbogengefäfse. An nur wenig älteren Embryonen nimmt ihre Anzahl rasch zu dadurch, dafs neue Verbindungen zwischen dem ventralen Truncus arteriosus und den dorsalen primitiven Aorten entstehen. Bald kommt noch ein zweites, ein drittes, ein viertes und schliefslich ein fünftes und sechstes Paar zum Vorschein (Fig. 350 *A.B 1—6*) in derselben Reihenfolge, in der auch beim Menschen wie bei den übrigen Vertebraten die Schlundbogen hintereinander angelegt werden. Die fünf (resp. sechs) Paar Gefäfsbogen geben schon frühzeitig an die benachbarten Organe Seitenäste ab, unter welchen mehrere eine gröfsere Bedeutung gewinnen und zur Carotis externa und interna, zur Vertebralis und Subclavia sowie zur Pulmonalis werden. Die Carotis externa (Fig. 350 *C.e*) entspringt aus dem Anfang des ersten Schlundbogengefäfses und wendet sich zur Ober- und Unterkiefergegend. Die Carotis interna (Fig. 350 *C.i*) entsteht ebenfalls aus ihm, aber weiter dorsalwärts dort, wo die Umbiegung in die Aortenwurzeln erfolgt; sie leitet das Blut zum embryonalen Gehirn und dem sich entwickelnden Augapfel (Arteria ophthalmica). Vom letzten Bogen endlich sprossen kleine Zweige zu den sich entwickelnden Lungen hervor (Fig. 350).

Wie die kurze Skizze zeigt, ist die Anlage der aus dem Herzen entspringenden Arterienstämme ursprünglich eine streng symmetrische. Frühzeitig aber treten Verkümmerungen einzelner Gefäfs-

strecken bis zum vollständigen Schwund ein, wodurch die symmetrische in eine asymmetrische Anlage umgewandelt wird. Zur Veranschaulichung dienen die Schemata (Fig. 351 u. 352), auf welchen die sich rückbildenden Strecken der Gefäfsbahn hell gelassen, die weiter funktionierenden aber entweder durch eine schwarze Linie oder durch quere Striche markiert sind.

Zuerst verschwindet, schon mit dem Eintritt der Nackenbeuge, der erste und zweite Gefäfsbogen, die Verbindungsstrecke ausgenommen, durch welche das Blut zur Carotis externa (Fig. 352 *b*) strömt. Der dritte Bogen (*c*) bleibt erhalten, verliert aber seinen Zusammenhang mit dem dorsalen Ende des vierten und leitet daher jetzt alles Blut nur nach dem Kopf in die Carotis interna (*a*) hinein, zu deren Anfangsstück er nunmehr geworden ist. Die Hauptrollen bei der Metamorphose übernehmen der vierte und der letzte (ursprünglich sechste) Bogen. Sie übertreffen bald alle anderen Gefäfse an Gröfse, und da sie dem Herzen am nächsten liegen, werden sie zu seinen beiden Hauptarterien, zum Aortenbogen und zur Pulmonalis. Eine wichtige Veränderung vollzieht sich an ihrem Ursprung aus dem Truncus arteriosus, wenn er durch die schon früher erwähnte Entwicklung einer Scheidewand seiner Länge nach geteilt wird. Dann bleibt der vierte Bogen (Fig. 352 *e*) mit dem aus der linken Kammer entspringenden Stamm (*d*) in Verbindung und erhält nur von der linken Kammer das Blut zugeführt (Fig. 351 *A.B*). Der letzte Bogen (Fig. 352 *n*) dagegen bildet die Fortsetzung der aus der rechten Kammer hervorgehenden Hälfte (*m*) des Truncus arteriosus. Somit hat sich die im Herzen angebahnte Scheidung in zwei getrennte Blutströme auch noch auf die nächstgelegenen Gefäfse fortgesetzt, doch nur eine kleine Strecke weit; denn das vierte und letzte Paar der Gefäfsbogen ergiefsen ihr Blut noch gemeinsam in die Aorta communis, mit Ausnahme eines gewissen Quantums, das durch Nebenäste teils zum Kopf (*c*, *c'*) und zur Oberextremität, teils zu den noch kleinen Lungen strömt. Später indessen setzt sich der schon angebahnte Sonderungsprozefs im peripheren Gefäfsgebiet noch weiter fort und führt schliefslich zur Entstehung eines vollständig getrennten, grofsen und kleinen Blutkreislaufes. Das Ziel wird erreicht durch Verkümmerung einzelner Gefäfsstrecken und Zunahme anderer.

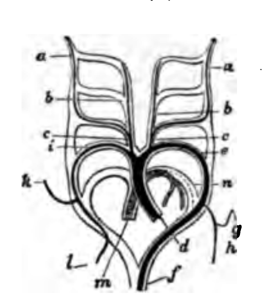


Fig. 352. **Schematische Darstellung der Umwandlung der Schlundbogengefäfse beim Säugetier.** Nach RATHKE. *a* Carotis interna, *b* Carotis externa, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der linken Seite, *f* Rückenaorta, *g* linke, *k* rechte Vertebralarterie, *h* linke, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite), *l* Fortsetzung der rechten Subclavia, *m* Lungenarterie, *n* Ductus Botalli derselben.

Bald macht sich ein Übergewicht der linksseitigen über die rechtsseitigen Gefäfsbogen bemerkbar (Fig. 352), die immer unscheinbarer werden, schliefslich streckenweise vollständig verkümmern und sich blofs insoweit erhalten, als sie das Blut in Seitenäste führen, welche zum Kopf, zu den oberen Extremitäten und den Lungen gehen. Vom rechten Aortenbogen bleibt mithin blofs die Strecke erhalten, welche

die rechte Carotis communis (*c*) und die rechte Subclavia (*i* + *l*) abgibt. Wir bezeichnen sein Anfangsstück als die Arteria anonyma brachiocephalica. Somit wäre jetzt das bleibende Verhältnis hergestellt. Der Rest des rechten vierten Gefäfsbogens erscheint nur noch als ein Seitenast der Aorta (*e*), die auf der linken Körperhälfte einen Bogen bildet und hier als weitere Seitenäste die Carotis communis sin. (*c*) und Subclavia sin. (*h*) entsendet. Vom letzten (sechsten) Gefäfsbogen bildet sich der rechte Teil ebenfalls zurück bis auf die Strecke, welche das Blut zum rechten Lungenflügel führt. Auf der linken Körperseite dagegen erhält sich der Pulmonalbogen noch längere Zeit und läfst hier einerseits das Blut zum linken Lungenflügel, anderseits durch den Ductus arteriosus Botalli (*n*) in die Aorta strömen. Nach der Geburt bildet sich der BOTALLIsche Gang gleichfalls zurück im Zusammenhang mit der Lungenatmung. Denn wenn sich die Lungen mit den ersten Atemzügen ausweiten, sind sie imstande, eine gröfsere Quantität Blut in sich aufzunehmen. Die Folge ist, dafs in den Ductus Botalli kein Blut mehr einströmt, und dafs er sich in einen Bindegewebestrang umwandelt, welcher eine Verbindung zwischen Aorta und Pulmonalis herstellt. (Vergleiche auch Fig. 351 *D.B.*)

Aufser den namhaft gemachten Rückbildungen vollziehen sich gleichzeitig noch Lageveränderungen an den grofsen, vom Herzen entspringenden Gefäfsstämmen. Sie rücken zugleich mit dem Herzen aus der Halsgegend in die Brusthöhle hinab. Hieraus erklärt sich der eigentümliche Verlauf des Nervus laryngeus inf. oder recurrens. Zur Zeit, wo der vierte Gefäfsbogen noch vorn in seinem Bildungsgebiet am vierten Visceralbogen gelegen ist, gibt der Vagus an den Kehlkopf ein kleines Ästchen ab, welches, um zu seinem Endbezirk zu gelangen, von unten her den Gefäfsbogen umfafst. Wenn nun dieser nach abwärts wandert, so mufs durch ihn der Nervus laryngeus bis in die Brusthöhle mit herabgezogen werden und eine Schlinge bilden, deren einer Schenkel sich beim Eintritt in die Brusthöhle vom Stamm des Vagus abtrennt, auf der linken Seite um den Aortenbogen, auf der rechten Seite um die Subclavia sich herumschlägt und in den zweiten Schenkel übergeht, welcher eine rückläufige Bewegung nach oben bis zu seinem Innervationsgebiet durchmacht.

Was andere gröfsere Arterien anbetrifft, so gibt die Aorta frühzeitig als Seitenäste die unpaare A. mesenterica sup. und mesenterica inferior zum Darmkanal ab, ferner nahe ihrem hinterem Ende die beiden ansehnlichen Nabelgefäfse (Arteriae umbilicales). Diese verlaufen von der hinteren Wand des Rumpfes an der Seite der Beckenhöhle nach vorn zur Allantois, die sich später in Harnblase und Urachus sondert, biegen hier um und ziehen zu beiden Seiten der Allantois in der Bauchwand zum Nabel, treten in die Nabelschnur ein und lösen sich in der Placenta in ein Kapillarnetz auf, aus welchem sich das Blut wieder in der Nabelvene (Vena umbilicalis) sammelt. Während ihres Verlaufes in der Beckenhöhle geben die Nabelarterien anfangs unscheinbare Seitenäste ab: die Iliacae internae zu den Beckeneingeweiden, die Iliacae externae zu den als kleine Höcker am Rumpfe hervorsprossenden Extremitäten. Je mehr diese bei älteren Embryonen an Gröfse zunehmen, um so ansehnlichere Gefäfse werden die Iliacae externae und die ihre Fortsetzung bildenden Femorales.

Nach Abgabe der beiden Nabelarterien ist die Aorta schwächer

geworden und erstreckt sich nun noch als ein unscheinbares Gefäfs, als Aorta caudalis oder Sacralis media, bis zum Ende der Wirbelsäule.

Mit der Geburt tritt auch in diesem Abschnitt des Arteriensystems noch eine wichtige Veränderung ein. Mit der Ablösung der Nabelschnur können die Nabelarterien kein Blut mehr in sich aufnehmen, sie veröden daher mit Ausnahme ihres Anfangsstückes, welches die Arteria iliaca interna und externa als Seitenzweige abgegeben hat und nun als A. iliaca communis bezeichnet wird. Aus den sich rückbildenden Gefäfsbahnen aber gehen zwei Bindegewebsstränge hervor: die seitlichen Blasennabelbänder (Ligamenta vesico-umbilicalia lateralia, welche links und rechts von der Blase zum Nabel ziehen.

D. Umwandlung im Bereiche des Venensystems.

Wie die grofsen Arterien, werden ursprünglich auch alle Hauptstämme des Venensystems, mit Ausnahme der unteren Hohlvene, paarig und symmetrisch angelegt. Dies gilt sowohl für die Stämme, welche das Blut aus den Rumpfwandungen und vom Kopfe aufnehmen, als auch für die Venen des Darmrohrs und der aus ihm entstandenen embryonalen Anhänge.

Was zunächst die Rumpfvenen betrifft, so sammelt sich das venöse Blut am Kopfe in den beiden Jugularvenen (Fig. 346 *vj* und Fig. 353 *je*, *ji*), welche dorsal von den Schlundspalten nach abwärts ziehen und sich in der Gegend des Herzens mit den Kardinalvenen verbinden (Fig. 346 *vca* und Fig. 353 *ca*). Diese steigen in entgegengesetzter Richtung von unten nach oben in der hinteren Rumpfwand empor und nehmen das Blut besonders aus den Urnieren in sich auf. Aus dem Zusammenflufs beider Venen entstehen die Cuvierschen Gänge (Fig. 346, 353 *dc*), aus denen sich später die beiden oberen Hohlvenen entwickeln. Eine derartige symmetrische Anordnung zeigt das Rumpfvenensystem zeitlebens bei den Fischen. Die Cuvierschen Gänge liegen auf den frühesten Stadien eine Strecke weit in der Seitenwand des primitiven Herzbeutels, wo sie vom Rücken zur Vorderwand des Rumpfes herabziehen (Fig. 346); von hier treten sie in das Septum transversum ein, welches einen Sammelpunkt für alle in das Herz einmündenden Venenstämme darstellt. In ihm gesellen sich zu den Cuvierschen Gängen auch noch die Eingeweidevenen hinzu (Fig. 345 *V.om* u. *Vu* und Fig. 346 *dv* u. *nv*), die paarigen Dotter- und Nabelvenen, und verbinden sich untereinander zu dem gemeinsamen Venensinus, der schon bei der Entwicklung des Herzens (S. 345) erwähnt wurde und unmittelbar zwischen Vorhof und Septum transversum gelegen ist.

Die beiden Dottervenen (V. omphalomesentericae) führen das Blut aus dem Dottersack zurück; sie sind die beiden ältesten und stärksten Venenstämme des Körpers, werden aber in demselben Mafse unscheinbarer, als der Dottersack zum Nabelbläschen einschrumpft. Sie laufen nahe beieinander am Darmrohr entlang und kommen seitlich von Duodenum und Magen zu liegen, wo sie schon frühzeitig durch quere Anastomosen verbunden werden. Auch die Nabelvenen (V. umbilicales) sind ursprünglich doppelt. Anfangs sehr klein, werden sie später im Gegensatz zu den Dottervenen immer ansehnlicher, je bedeutender sich die Placenta entwickelt, aus welcher sie das Blut zum Embryo zurückleiten. Im embryonalen Körper finden sich die Nabelvenen am

Beginn ihres Auftretens in die seitliche Bauchwand (Fig. 345 *Vu*) eingebettet, in welcher sie ebenfalls zu dem Septum transversum und dem Venensinus (*sr*) hinziehen.

Später als alle paarigen Stämme wird die untere Hohlvene angelegt (Fig. 354 *ci*). Sie tritt von Anfang an als ein unscheinbares, unpaares Gefäfs rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf und verbindet sich kaudalwärts mit den Kardinalvenen durch Anastomosen. Am Herzen mündet sie in den Venensinus.

An der kurz beschriebenen Urform des Venensystems (Fig. 353) vollziehen sich später beim Menschen besonders drei Umwandlungen: 1) Die Venen münden statt in den Venensinus direkt in den Herzvorhof. 2) Die symmetrische Anordnung im Gebiet der CUVIERschen Gänge, der Jugular- und Kardinalvenen, macht einer asymmetrischen Anordnung Platz unter Verkümmerung einiger Hauptstämme. 3) Mit der Entwicklung der Leber bildet sich ein Pfortaderkreislauf aus.

Die erstgenannte Umwandlung geht so vor sich, dafs der Venensinus selbst in den Vorhof mit aufgenommen wird; er liefert dann den glatten Bezirk der Vorhofswand, welcher der Muskeln entbehrt (HIS). In ihm finden sich die getrennten Mündungen der CUVIERschen Gänge, der späteren oberen Hohlvenen und eine besondere Mündung für die von unten kommenden Eingeweidevenen (für die spätere V. cava inferior).

Die Umwandlungen im Gebiet der CUVIERschen Gänge beginnen mit einer Veränderung ihrer Lage. Ihr Verlauf von oben nach unten wird ein steilerer. Dabei treten sie ebenso wie der Venensinus aus dem Niveau des Septum transversum und der seitlichen Rumpfwand nach innen hervor und heben die sie überziehende, seröse Membran als eine sichelförmige Falte hervor, die zur Bildung des Herzbeutels beiträgt und schon früher als Pleuroperikardialfalte beschrieben wurde. Indem diese mit dem Mediastinum verwächst, geraten die CUVIERschen Gänge aus der Rumpfwand in das Mediastinum hinein und kommen in der Medianebene näher aneinander zu liegen. Unter ihren Zuflufsbahnen gewinnen die Jugularvenen immer mehr die Oberhand über die Kardinalvenen aus einer dreifachen Ursache (Fig. 354). Einmal eilt der obere Körperabschnitt und namentlich das Gehirn im Wachstum dem unteren Körperabschnitt weit voraus, und zweitens erwächst in diesem den Cardinalvenen eine Konkurrenz in der unteren Hohlvene, welche an ihrer Stelle die Ableitung des Blutes übernimmt. Drittens münden, wenn sich die vorderen Gliedmafsen anlegen, noch die V. subclaviae (*s*) in die V. jugulares ein. Infolgedessen erscheint jetzt ihr unterer Abschnitt von der Einmündung der V. subclavia an als die unmittelbare Fortsetzung des CUVIERschen Ganges und wird mit ihm zusammen als obere Hohlvene bezeichnet (Fig 354 *csd*). Zwischen linker und rechter Seite besteht in der Verlaufsrichtung der oberen Hohlvenen ein Unterschied, welcher für die sich beim Menschen ausbildende Asymmetrie die Veranlassung wird. Während die rechte obere Hohlvene (Fig. 354 *csd*) mehr gerade von oben nach unten zum Herzen herabsteigt, mufs die linke (*css*) einen etwas längeren Weg beschreiben. Mit ihrem Endabschnitt krümmt sie sich von links nach rechts um die hintere Wand des Vorhofs, wo sie in die Kranzfurche eingebettet wird und noch das Blut aus den Kranzvenen (*cc*) des Herzens aufnimmt.

Bei den Reptilien, Vögeln und vielen Säugetieren erhält sich ein derartiges Stadium mit zwei oberen Hohlvenen dauernd, beim Menschen besteht es nur in den ersten Monaten. Dann kommt es zu einer teilweisen Rückbildung der linken oberen Hohlvene. Eingeleitet wird die Rückbildung dadurch, dafs sich zwischen dem linken und rechten Stamme eine quere Anastomose (Fig. 354 *as*) ausbildet. Diese führt das Blut von der linken auf die rechte Seite herüber, wo die Bedingungen für den Rückflufs des Blutes zum Herzen günstigere sind. Infolgedessen wird der Endabschnitt der rechten Hohlvene bedeutend stärker, der Endabschnitt der linken dagegen in demselben Grade schwächer. Schliefslich tritt hier eine vollständige Verödung der Blutbahn ein (Fig. 355 *css*) bis auf den in der Kranzfurche eingeschlossenen Teil (*cc*). Letzterer erhält sich offen, da ihm die Herzvenen Blut zuführen, und wird jetzt als Sinus coronarius unterschieden.

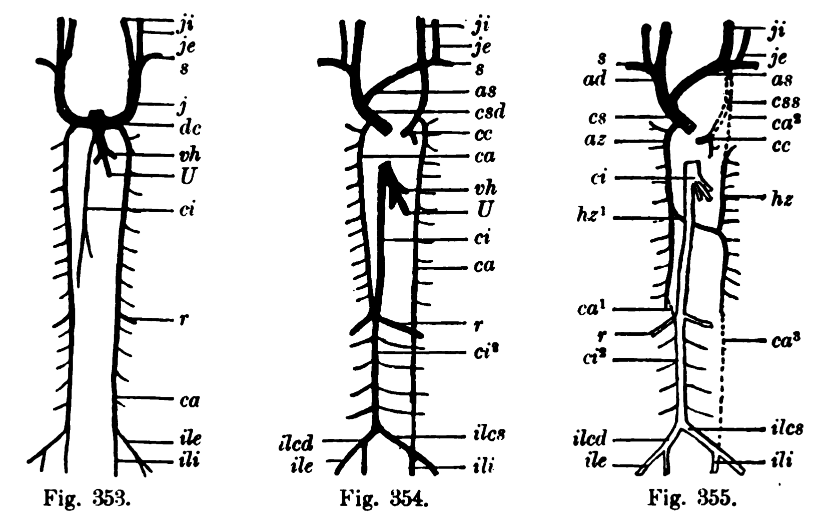


Fig. 353. Fig. 354. Fig. 355.

Fig. 353—355. **Schema zur Entwicklung des Körpervenensystems.** *dc* Ductus Cuvieri, *je*, *ji* Vena jugularis externa, interna, *s* V. subclavia, *vh* V. hepatica revehens, *U* V. umbilicalis, *ci* (ci^2) V. cava inferior, *ca* (ca^1, ca^2, ca^3) V. cardinalis, *ilcd*, *ilcs* V. iliaca communis dextra und sinistra, *ad*, *as* V. anonyma brachio-cephalica dextra und sinistra, *cs* V. cava superior, *css* verkümmertes Stück der V. cava superior sinistra, *cc* V. coronaria cordis, *az* V. azygos, *hz* (hz^1) V. hemiazygos, *ile* V. iliaca externa, *ili* V. iliaca interna, *r* V. renalis.

Ein in mancher Beziehung ähnlicher Vorgang wiederholt sich bei den Kardinalvenen (Fig. 353 *ca*). Dieselben sammeln das Blut aus den Urnieren und der hinteren Rumpfwand, aus der Beckenhöhle und aus den hinteren Extremitäten. Aus der Beckenhöhle nehmen sie die V. hypogastricae (*ili*) und von den Extremitäten die V. iliacae externae (*ile*) und ihre Fortsetzung, die V. crurales, auf. Auf diese Weise sind die Kardinalvenen ursprünglich, wie bei den Fischen, die Hauptsammelstämme der unteren Rumpfhälfte. In der Folgezeit aber verlieren sie an Bedeutung, indem an ihrer Stelle die untere Hohlvene zum Hauptsammelstamm wird. An dieser hat man zwei Strecken zu unterscheiden, welche ihrem Ursprung nach verschieden sind: eine kürzere, vordere, und eine längere, hintere. Erstere tritt, wie schon

erwähnt, als ein unscheinbares Gefäfs rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf (Fig. 353, 354 *ci*), letztere dagegen entwickelt sich später aus dem hinteren Abschnitt der rechten Kardinalvene (Fig. 354 ci^2). Es verbindet sich nämlich der vorn selbständig entstandene Teil der unteren Hohlvene bald nach seiner Anlage in der Gegend der Vena renalis (*r*) durch Queräste mit den beiden Kardinalvenen. Infolge dieses vergröfserten Zuflufsgebietes nimmt er bald an Weite bedeutend zu, und da er günstigere Bedingungen für die Ableitung des Blutes aus der unteren Körperhälfte als der obere Abschnitt der Kardinalvenen darbietet, wird er endlich die Hauptbahn.

Wenn das bis jetzt beschriebene Stadium zum bleibenden Zustand würde (Fig. 354), so würden wir eine untere Hohlvene erhalten, die in der Gegend der Nierenvenen (*r*) sich in zwei Parallelstämme gabelt, die zu beiden Seiten der Aorta zum Becken herabsteigen. Wie bekannt, finden sich solche Fälle unter den Varietäten des Venensystems; sie lassen sich von dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium als Hemmungsbildüngen herleiten. Sie kommen aber nur selten zur Beobachtung; denn beim normalen Verlauf der Entwicklung bildet sich frühzeitig eine Asymmetrie zwischen den unteren Abschnitten der beiden Kardinalvenen aus, von dem Augenblick, wo diese sich mit der Anfangsbahn der unteren Hohlvene durch Anastomosen verbunden haben. Der rechte Abschnitt erhält nämlich das Übergewicht, erweitert sich und bleibt schliefslich allein bestehen (Fig. 354 u. 355); während der linke im Wachstum zurückbleibt und eingeht. Es erklärt sich dies aus zwei Verhältnissen. Einmal liegt die rechte Kardinalvene (ci^2) mehr in der direkten Verlängerung der unteren Hohlvene, als es bei der linken der Fall ist, und findet sich auf diese Weise unter günstigeren Bedingungen; zweitens bildet sich in der Beckengegend zwischen beiden Kardinalvenen eine Anastomose aus (*ilcs*), welche das Blut der linken V. hypogastrica und der linken V. iliaca externa und cruralis auf die rechte Seite überleitet. Durch diese Anastomose, welche zur Vena iliaca communis sinistra wird, wird das zwischen Nierenvene und Becken gelegene Stück der linken Kardinalvene (Fig. 355 ca^3) aufser Funktion gesetzt und verfällt mit der Rückbildung der Urniere gleichfalls dem Untergang. Die rechte Cardinalvene ist nun eine Strecke weit zur direkten Fortsetzung der unteren Hohlvene geworden, und zwar liefert sie den Abschnitt derselben, welcher zwischen der Nierenvene und der Teilung in die Venae iliacae communes gelegen ist (Fig. 354 u. 355 ci^2).

Während der Bauchteil der linken Kardinalvene (Fig. 355 ca^3) eingeht und der entsprechende Abschnitt von der rechten Kardinalvene das untere Stück der unteren Hohlvene (ci^2) liefert, bleiben ihre Brustteile in reduzierter Form bestehen; denn sie nehmen aus den Interkostalräumen das Blut auf (Fig. 354 *ca*). Hier ist jetzt noch eine letzte Metamorphose nachzutragen, durch welche ebenfalls eine Asymmetrie zwischen beiden Körperhälften herbeigeführt wird. Im Brustteil des Körpers werden die ursprünglichen Zirkulationsverhältnisse durch die Rückbildung der linken, oberen Hohlvene verändert (Fig. 355 *css*) Der direkte Abflufs der linken Kardinalvene zum Vorhof wird erschwert und hört schliefslich unter Rückbildung der als ca^2 bezeichneten Wegstrecke ganz auf. Währenddem nimmt eine Anastomose (hz^1), die sich in querer Richtung vor der Wirbelsäule

und hinter der Aorta zwischen den entsprechenden, beiderseitigen Gefäfsen gebildet hat, das Blut der linken Körperhälfte auf und leitet es auf die rechte über. Auf diese Weise wird der Brustteil der linken Kardinalvene und ihre Anastomose zur linken V. hemiazygos (*hz* u. *hz*[1]), die rechte an Stärke überwiegende Kardinalvene wird zur V. azygos (*az*). Somit ist nach vielen Umwegen der bleibende Zustand im Bereich des Rumpfvenensystems mit seiner Asymmetrie und seinem Übergewicht der Venenstämme in der rechten Körperhälfte erreicht.

Eine dritte Reihe von Umwandlungen, die wir jetzt noch in das Auge zu fassen haben, betrifft die Entwicklung eines Leberkreislaufs. Derselbe erhält sein Blut auf verschiedenen Stadien der Embryonalentwicklung aus wechselnden Quellen, eine Zeitlang aus den Dottervenen, während einer zweiten Periode aus der Nabelvene und nach der Geburt endlich wieder aus den Darmvenen, aus der Pfortader. Dieser dreifache Wechsel findet seine Erklärung in den Wachstumverhältnissen der Leber, des Dottersacks und der Placenta. Solange die Leber klein ist, genügt das vom Dottersack kommende Blut zu ihrer Ernährung. Wenn sie sich dann aber in sehr beträchtlicher Weise vergröfsert, während der Dottersack im Gegenteil verkümmert, müssen andere Blutbahnen, jetzt die Nabelvenen, Ersatz schaffen. Wenn schliefslich der Plazentarkreislauf mit der Geburt aufhört, können die Venenstämme des Darmkanals, die mittlerweile sehr ansehnlich geworden sind, den Bedarf decken.

Wenn die Lebergänge aus dem Duodenum in das ventrale Darmgekröse und Septum transversum hineinwachsen und Sprossen treiben, umfassen sie die beiden am Darm verlaufenden Dottervenen, die an dieser Stelle durch zwei ringförmige, das Duodenum umgebende Queranastomosen (Sinus annularis, His) zusammenhängen (Fig. 346 *dv*). An diesen beiden venösen Ringen schwindet von dem nach hinten gelegenen der rechte Schenkel, von dem dicht davor gelegenen Ring der linke Schenkel, wie ebenfalls His zuerst bei menschlichen Embryonen nachgewiesen hat, und wie die beiden für Kaninchenembryonen von Hochstetter entworfenen Schemata (Fig. 356 und 357) klar erkennen lassen. Infolgedessen ist jetzt aus den paarigen Gefäfsen ein einfaches Endstück der Vena omphalomesenterica entstanden, das in spiralem Verlauf den Darm umgreift. Es nimmt in der Gegend des Pankreas die V. mesenterica auf. Von der V. omphalomesenterica werden Seitenzweige frühzeitig an die Leberanlage abgegeben; sie werden, je mehr sich die Leber vergröfsert, um so ansehnlicher (V. hepaticae advehentes) und lösen sich (Fig. 207) zwischen dem Netzwerk der Leberzylinder (*lc*) in ein Kapillarnetz (*g*) auf, aus welchem sich am dorsalen Rande der Leber wieder stärkere, ableitende Gefäfse (V. hepaticae revehentes) sammeln und das Blut in das am Vorhof einmündende Endstück der Dottervene zurückführen. Infolgedessen wird die zwischen den V. hepaticae advehentes und revehentes gelegene Bahn der Dottervene immer unscheinbarer und verödet schliefslich ganz, indem alles Blut vom Dottersack für den Leberkreislauf verwendet wird. Es vollzieht sich hier im grofsen derselbe Prozefs wie bei den kiemenatmenden Wirbeltieren an den Gefäfsen der Schlundbogen, die auch mit der Entstehung der Kiemenblättchen in Kiemenarterien, Kiemenvenen und ein dazwischen geschaltetes Kapillarnetz aufgelöst werden.

Schon frühzeitig nehmen die zwei Nabelvenen am Leberkreislauf teil. Sie verlaufen ursprünglich von der Nabelschnur an in der vorderen Bauchwand (Fig. 345 *Vu*), aus welcher sie Seitenzweige beziehen, und treten dann über der Leberanlage in den Venensinus (*Sr*). Sie schlagen somit einen ganz anderen Weg ein als später, wo sich das Endstück der Nabelvene unter der Leber vorfindet. Nach His findet die Verlegung ihrer Bahn in folgender Weise statt: Die rechte Nabelvene verkümmert teilweise (wie auch beim Hühnchen, S. 356) und wird, soweit sie erhalten bleibt, zu einer Bauchdeckenvene. Die linke Nabelvene dagegen gibt am Septum transversum Anastomosen zu benachbarten Venen ab, von welchen eine sich unter der Leber zum Ringsinus der Dottervenen begibt und dadurch einen Teil des Plazentarblutes in den Leberkreislauf überleitet. Da bei ihrem raschen Wachstum die Leber einer grofsen Blutzufuhr bedarf, wird bald die Anastomose zur Hauptbahn und nimmt schliefslich unter Verkümmerung der ursprünglichen Strecke alles Nabelvenenblut auf. Dieses zirkuliert, mit dem Blut des Dottersacks gemischt, in den von den Dottervenen aus entwickelten Bahnen, in den V. hepaticae advehentes und revehentes durch die Leber; es fliefst darauf in den Vorhof durch das Endstück der Dottervene. Letzteres nimmt auch die untere Hohlvene, welche zu dieser Zeit noch unscheinbar ist, in sich auf und kann daher schon jetzt, im Hinblick auf die fertigen Zustände, als Herzende der unteren Hohlvene bezeichnet werden.

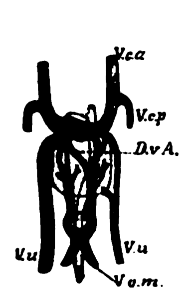


Fig. 356.

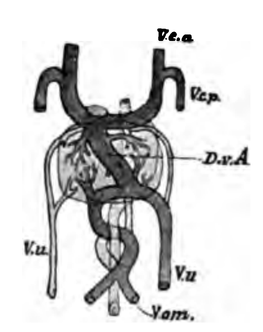


Fig. 357.

Fig. 356. **Verhalten der Venae omphalomesentericae und V. umbilicales zu Darm und Leber bei einem Kaninchen-Embryo vom Beginn des 12. Tages.** Schema nach Hochstetter.

D.v.A Ductus venosus Arantii, *V.ca* u. *V.cp* Vena cardinalis aut. u. post., *V.u* V. umbilicalis, *V.o.m* V. omphalomesenterica.

Fig. 357. **Schema der Entwicklung des Lebervenensystems der Säuger.** Nach Hochstetter.

Die zugrunde gegangenen Abschnitte der V. omphalomesentericae und V. umbilicales sind licht gehalten. Bezeichnungen wie in Fig. 356.

Während einer kurzen Periode mufs alles Plazentarblut, um zum Herzen zu gelangen, erst den Leberkreislauf durchmachen. Ein direkter Abflufs zur unteren Hohlvene durch den Ductus venosus Arantii existiert noch nicht. Ein solcher aber wird von dem Moment an notwendig werden, wo durch das Wachstum des Embryo und der Placenta das Nabelvenenblut an Menge so zugenommen hat, dafs der Leberkreislauf es nicht zu fassen vermag. Dann entwickelt sich aus Anastomosen eine direktere Zweigbahn, der Ductus venosus Arantii (Fig. 358 *d.A*) zwischen Nabel- (*n.v*) und unterer Hohlvene (*c.i"*) an der unteren Fläche der Leber. Es tritt so das Verhältnis ein, welches bis zur Geburt bestehen bleibt: an der Leberpforte teilt sich das Plazentarblut (*n.v*) in zwei Ströme. Der eine Strom geht direkt

durch den Ductus venosus Arantii (*d.A*) in die untere Hohlvene (*c.i''*), der andere Strom macht den Umweg durch die V. hepaticae advehentes (*ha.s* u. *ha.d*) in die Leber; er vermischt sich hier mit dem der Leber durch die Dottervene (*pf.a*) zugeführten Blut des Dottersacks und des inzwischen vergröfserten Darmkanals und gelangt schliefslich durch die V. hepaticae revehentes (*h.r*) gleichfalls in die untere Hohlvene (*c.i''*).

Über die Entwicklung der Pfortader ist jetzt noch einiges nachzutragen. Sie ist in der Fig. 358 als ein unpaares Gefäfs (*pf.a*) zu sehen. Sie mündet in die rechte zuführende Lebervene ein, bezieht ihre Ursprungswurzeln aus dem Gebiet des Darmkanals und führt von ihm das Venenblut in den rechten Leberlappen hinein. Ihre Entstehung leitet sich von den beiden primitiven Dottervenen her.

Nach der Darstellung von His verschmelzen die beiden Dottervenen auf der Strecke, wo sie dicht nebeneinander am Darmkanal hinlaufen; auf der Strecke dagegen, wo sie zur Leber treten und durch zwei ringförmige, das Duodenum umgreifende Anastomosen zusammenhängen, entsteht der unpaare Stamm in der schon auf Seite 365 beschriebenen Weise. Die Pfortader läuft daher erst links um das Duodenum nach hinten herum und kommt dann an seiner rechten Seite hervor. Sie bezieht ihr Blut teils von dem Dottersack, teils von dem Darmkanal durch die V. mesenterica. Die erste Quelle versiegt später mit der Rückbildung des Dottersacks, die andere aber wird immer ergiebiger mit der Vergröfserung des Darms, des Pankreas und der Milz und führt in den letzten Monaten der Schwangerschaft einen starken Strom der Leber zu.



Fig. 358. **Leber eines achtmonatlichen menschlichen Embryo, von der unteren Fläche gesehen.** Aus Gegenbaur.
l.le linker Leberlappen, *r.le* rechter Leberlappen, *n.v* Nabelvene, *d.A* Ductus venosus Arantii, *pf a* Pfortader, *ha.s*, *ha.d* Vena hepatica advehens sinistra und dextra, *h.r* Vena hepatica revehens, *c.i'* Cava inferior, *c.i''* Endstück der Cava inferior, welches die Venae hepaticae revehentes (*hr*) aufnimmt.

Die Veränderungen, welche zur Zeit der Geburt noch eintreten, sind leicht zu verstehen (Fig. 358). Mit der Ablösung der Nachgeburt hört der Plazentarkreislauf auf. Die Nabelvene (*n.v*) führt kein Blut mehr der Leber zu. Ihre Strecke vom Nabel bis zur Leberpforte verödet und geht in ein faseriges Band (das Ligamentum hepato-umbilicale oder L. teres hepatis) über. Desgleichen liefert der Ductus Arantii (*d.A*) das bekannte, in der linken Sagittalfurche eingeschlossene Band (Ligamentum venosum). Die linke und rechte Vena hepatica advehens (*ha.s* u. *ha.d*) erhalten nun wieder ihr Blut, wie es am ersten Anfang der Entwicklung der Fall war, vom Darmkanal durch die Pfortader (*pf.a*).

Nachdem wir mit den morphologischen Vorgängen im einzelnen bekannt geworden sind, schliefse ich den Abschnitt über das Gefäfssystem mit einer kurzen Skizze des embryonalen Blutkreislaufs vor der Geburt. Für ihn ist charakteristisch, dafs noch

keine Scheidung in zwei gesonderte Kreisläufe, in den grofsen oder Körperkreislauf und in den kleinen oder Lungenkreislauf, erfolgt ist, dafs ferner in den meisten Gefäfsen weder rein arterielles noch rein venöses, sondern gemischtes Blut zirkuliert. Rein arterielles Blut enthält nur die von der Placenta herkommende Nabelvene, von der aus wir den Kreislauf verfolgen wollen.

An der Leber angelangt, teilt sich der Strom der Nabelvene in zwei Arme. Ein Strom geht direkt durch den Ductus Arantii in die untere Hohlvene und mischt sich hier mit dem venösen Blut, welches von den hinteren Extremitäten und den Nieren zum Herzen zurückfliefst. Der andere Strom geht durch die Leber, wo sich ihm das venöse, vom Darm herrührende Blut der Pfortader zugesellt, und gelangt auf diesem Umweg durch die Venae hepaticae revehentes gleichfalls in die untere Hohlvene. Aus ihr fliefst das gemischte Blut in den rechten Vorhof, wird aber infolge der Stellung der Eustachischen Klappe, und da das ovale Loch noch offen ist, durch dieses in den linken Vorhof zum gröfsten Teil übergeleitet. Der andere, kleinere Teil vermischt sich wieder mit dem venösen Blut, welches die obere Hohlvene vom Kopf, von den oberen Extremitäten und durch die V. azygos von den Rumpfwandungen gesammelt hat, und wird in die rechte Kammer, von hier in die Pulmonalis getrieben. Diese gibt einen Teil ihres stark venösen Blutes an die Lungen, den anderen Teil durch den Ductus Botalli an die Aorta ab, wo er sich dem aus der linken Kammer kommenden Strom, der mehr arteriell ist, hinzugesellt.

Das Blut der linken Kammer rührt besonders aus der unteren Hohlvene her, zum kleineren Teil aus den Lungen, welche ihr Blut, das zu dieser Zeit venös ist, in den linken Vorhof ergiefsen. Es wird in den Aortenbogen getrieben und teils durch seine Seitenäste an den Kopf und die oberen Gliedmafsen (Carotis communis, Subclavia) abgegeben, teils nach abwärts in die Aorta descendens weitergeleitet, wo sich mit ihm der venösere Blutstrom aus dem Botallischen Gang von der rechten Herzkammer vereinigt. Das gemischte Blut wird an den Darmkanal und die unteren Gliedmafsen verteilt, hauptsächlich aber gelangt es durch die beiden Nabelarterien in die Placenta, wo es wieder arteriell gemacht wird.

Wie die Skizze gezeigt hat, findet überall eine Vermischung verschiedener Blutarten statt; sie ist freilich in den einzelnen Monaten des embryonalen Lebens keine gleichmäfsige, da ja die einzelnen Organe ihre Gröfse in ungleicher Weise verändern, und da namentlich die Lungen später mehr Blut aufzunehmen imstande sind, da ferner das ovale Loch und der Botallische Gang in den letzten Monaten enger werden. Infolge dieser Momente gelangt schon vor der Geburt weniger Blut aus der unteren Hohlvene in den linken Vorhof und ebenso weniger Blut aus der Pulmonalarterie in die absteigende Aorta, als es in früheren Monaten der Fall war. So wird allmählich gegen das Ende der Schwangerschaft eine Scheidung in ein linkes und ein rechtes Herz mit ihren getrennten Blutbahnen eingeleitet (Hasse). Vollständig aber wird sie fast mit einem Schlag erst infolge der Geburt.

Grofse Veränderungen werden jetzt herbeigeführt durch den Eintritt der Lungenathmung und durch den Wegfall des Plazentarkreislaufs. Beide Momente wirken zusammen dahin, dafs der Blutdruck im linken Herzen erhöht, im rechten Herzen herabgesetzt wird.

Herabgesetzt wird der Blutdruck, da aus der Nabelvene kein Blut mehr in den rechten Vorhof einströmt und da die rechte Kammer an die sich ausweitende Lunge mehr Blut abgeben mufs. Infolgedessen schliefst sich der BOTALLIsche Gang (Fig. 352 *n*) und wird dann zum gleichnamigen Band (Ligamentum Botalli) umgewandelt. Da ferner aus der Lunge mehr Blut jetzt in den linken Vorhof strömt, steigt in diesem der Druck, und da er im rechten Vorhof gleichzeitig sinkt, kommt es infolge der besonderen Klappenvorrichtungen zum Verschlufs des ovalen Loches. Es legt sich nämlich die Valvula foraminis ovalis mit ihren Rändern an den Limbus Vieussenii fest an und verwächst mit ihm. Hierdurch und durch den Verschlufs des BOTALLIschen Ganges ist die vor der Geburt schon angebahnte Scheidung in einen grofsen Körperkreislauf und einen kleinen Lungenkreislauf vollendet.

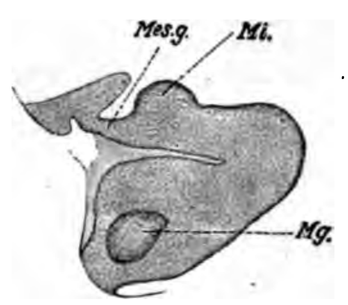


Fig. 359. Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines 27 Tage alten menschlichen Embryos. Nach HOCHSTETTER.
Mi Milz, *Mg* Magen, *Mes.g* Mesogastrium.

Am Schlufs des Abschnittes über die Entwicklung des Blutgefäfssystems sei noch mit wenigen Worten eines Organs gedacht, welches in der deskriptiven Anatomie meist bei den Organen des Kreislaufs besprochen zu werden pflegt, — der Milz. Entwicklungsgeschichtlich ist über sie nur wenig zu berichten. Bei menschlichen Embryonen von 7 mm Länge wurde ihre erste Anlage schon im Mesogastrium, in der Nähe des Magens, von HIS aufgefunden. Einen Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines 27 Tage alten menschlichen Embryos zeigt Fig. 359 nach HOCHSTETTER. Über die Abstammung des die Milzanlage bildenden Zellmaterials gehen die Angaben der einzelnen Forscher noch auseinander.

II. Die Entwicklung des Skeletts.

Mit Ausnahme der Chorda dorsalis, welche ihren Ursprung vom inneren Keimblatt herleitet, ist das Skelett der Wirbeltiere ein Produkt des Zwischenblattes, entstanden aus einer Reihe geweblicher Metamorphosen, über welche schon früher (S. 336) im allgemeinen ein Überblick gegeben worden ist. Man unterscheidet an ihm zwei Hauptteile: 1) das Achsenskelett, welches wieder in dasjenige des Rumpfes und des Kopfes zerfällt, und 2) das Extremitätenskelett. Das erstere ist das ältere und ursprünglichere, wie es denn allen Wirbeltieren zukommt; das letztere ist erst später entwickelt und wird in den niederen Abteilungen noch ganz vermifst (Amphioxus, Cyklostomen).

A. Das Achsenskelett.

1. Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.

Die ursprüngliche Grundlage für das Achsenskelett aller Wirbeltiere ist die Rückensaite oder Chorda dorsalis, ein biegsames, stab-

förmiges Gebilde, das, in der Achse des Körpers unter dem Nervenrohr und oberhalb des Darmes und der Aorta gelegen, vom Vorderende der Mittelhirnbasis bis zum Ende des Schwanzes reicht. Indem hinsichtlich ihrer ersten Anlage auf frühere Abschnitte des Lehrbuchs (S. 67 etc.) verwiesen wird, sei hier auf die weitere Umbildung noch näher eingegangen. Von vornherein sei gleich hervorgehoben, dafs die Chorda sich zu einem wirklich funktionierenden, zur Stütze tauglichen Organ nur bei den niederen Wirbeltieren, bei dem Amphioxus, den Cyklostomen, Ganoiden, Selachiern und den Jugendformen der Teleostier und Amphibien entwickelt. Bei ihnen grenzt sich der Streifen embryonaler Chordazellen, wenn er sich vom Darmdrüsenblatt abgeschnürt hat, nach aufsen durch Absonderung einer festen, homogenen Hülle, der Chordascheide, schärfer ab (Fig. 360 *cs*). Die Zellen vergröfsern sich, indem sie Flüssigkeit in ihr Protoplasma aufnehmen, umhüllen sich mit derben Membranen und gewinnen so ganz das Aussehen von Pflanzenzellen. Nur unter der Chordascheide selbst (Fig. 360) bleiben die Zellen klein und protoplasmatisch und bilden eine besondere Schicht, das Chordaepithel, welches durch Vermehrung und Umwandlung seiner Elemente eine Zunahme der Chordasubstanz herbeiführt. Bei allen höheren Wirbeltieren (Reptilien, Vögeln, Säugern) beginnt die Chorda schon gleich nach ihrer ersten Anlage in einzelnen Abschnitten rudimentär und überhaupt als Stützgebilde ganz unbrauchbar zu werden.

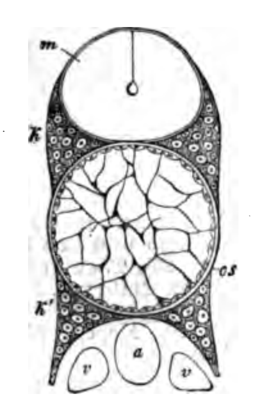


Fig. 360. **Querschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Lachses.** Nach GEGENBAUR. *cs* Chordascheide, *k* Neuralbogen, *k'* Hämalbogen, *m* Rückenmark, *a* Rückenaorta, *v* Kardinalvenen.

Eine noch bedeutsamere Rolle in der Entwicklung des Achsenskeletts als die Chorda spielt das Mesenchym in ihrer Umgebung. Wie ebenfalls schon früher dargestellt wurde (S. 117), bildet sich aus einem Teil der Ursegmente, dem Sklerotom (Fig. 133 *sk*, 225 *W*), ein Gallertgewebe, welches sich zwischen den Keimblättern und den aus ihnen sich anlegenden Organen ausbreitet. Es wächst um die Chorda herum und liefert ihr eine besondere Hülle, die s k e l e t t o g e n e Chordascheide; von hier breitet es sich nach oben um das Nervenrohr aus und erzeugt eine Schicht, die sogenannten häutigen Wirbelbögen. Auch seitlich dehnt sich bei den Embryonen das Mesenchym aus, dringt in die Lücken zwischen die einzelnen Ursegmente hinein und wandelt sich in dünne Bindegewebsplatten, die Zwischenmuskelbänder (Fig. 222, 224 *li*) (Ligamenta intermuscularia), um, durch welche die Rumpfmuskulatur in einzelne Muskelsegmente (*ms*) (Myomeren) zerlegt wird. An der vorderen und an der hinteren Fläche dieser Platten finden die Muskelfasern einen Ansatz und Stützpunkt (vergleiche Fig. 224 und den Text auf S. 222).

Das hier in seiner Ausbreitung beschriebene Mesenchymgerüst bildet die Grundlage, auf welcher sich die Wirbelsäule nebst ihren Anhangsgebilden entwickelt; daher es denn auch in passender Weise als s k e l e t t b i l d e n d e S c h i c h t oder mit einem noch älteren Namen als „h ä u t i g e W i r b e l s ä u l e" bezeichnet wird. Es erfährt sehr

verschiedenartige Modifikationen in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere und ruft so die verschiedenartigsten Formen des Achsenskeletts hervor, über welche die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie, auf welche hiermit verwiesen wird, nähere Auskunft geben. Wir beschränken uns hier auf den Menschen und auf die Säugetiere. Wenn man bei diesen die Entwicklung des ursprünglich häutigen Gewebes in der Umgebung der Chorda und des Nervenrohrs weiter verfolgt, so sieht man, dafs es nacheinander zwei histologische Metamorphosen erfährt, dafs es zunächst teilweise verknorpelt, und dafs später die knorpeligen Stücke in Knochengewebe umgewandelt werden. Oder mit anderen Worten: die zuerst angelegte, häutige Wirbelsäule geht bald in eine knorpelige über, und diese wird wieder durch eine knöcherne ersetzt. Im einzelnen vollzieht sich der Hergang in folgender Weise:

Beim Menschen beginnt der Verknorpelungsprozefs am Anfang des zweiten Monats. An einzelnen Stellen der die Chorda umhüllenden Gewebsmasse scheiden die Zellen eine knorpelige Grundsubstanz zwischen sich aus und rücken weiter auseinander, während auf anderen dazwischen gelegenen, kleineren Strecken das Gewebe seinen Charakter nicht verändert (Fig. 268, 293 *w* u. 361). Auf diese Weise sondert sich die skelettbildende Schicht in zahlreiche, auf dem Längsdurchschnitt heller aussehende Wirbelkörper (Fig. 361 *v*) und in die sie trennenden Zwischenwirbelscheiben (Ligamenta intervertebralia) (*li*).

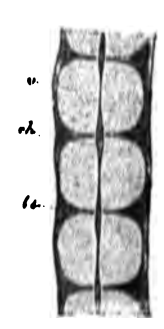


Fig. 361. Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines acht Wochen alten menschlichen Embryo in der Brustgegend. Nach Kölliker. *v* knorpeliger Wirbelkörper, *li* Intervertebralligament, *ch* Chorda.

Mit dem Auftreten einer gegliederten Wirbelsäule hat die Chorda ihre Rolle eines stützenden Skelettstabes eingebüfst. Sie ist daher auch von jetzt ab einem allmählichen Untergang verfallen. Die in den Wirbelkörper eingeschlossenen Teile werden in ihrem Wachstum gehemmt, während die kleineren, in den weichen Zwischenwirbelscheiben gelegenen Strecken zu wuchern fortfahren (Fig. 361 *ch*). Dadurch gewinnt jetzt die Chorda, wie man zu sagen pflegt, ein perlschnurartiges Aussehen; verdickte, kugelige Abschnitte hängen durch dünne Verbindungsfäden untereinander zusammen. Später schwindet die Chorda in den Wirbelkörpern ganz, zumal wenn diese zu verknöchern beginnen; nur intervertebral erhält sie sich, wenn auch von ihrer Umgebung undeutlich abgegrenzt, und liefert durch Wucherung ihrer Zellen die Gallertkerne der Zwischenwirbelscheiben.

Kurz nach dem Erscheinen der Wirbelkörper sind auch die Anlagen der dazu gehörigen Bogen zu bemerken; sie entstehen als kleine selbständige Knorpelstückchen in der das Rückenmark umhüllenden Membran in nächster Nähe der Wirbelkörper, mit denen sie bald verschmelzen (Fig. 268 *wb*). Ihr Wachstum ist ein ziemlich langsames. In der achten Woche erscheinen sie beim Menschen noch als kurze Fortsätze der Wirbelkörper, so dafs das Rückenmark dorsalwärts von der häutigen Membran bedeckt wird. Im dritten Monat wachsen sie einander am Rücken entgegen, doch kommt es erst im folgenden Monat

zu einer vollständigen Verschmelzung und zur Entstehung knorpeliger Wirbeldorne. Der zwischen den knorpeligen Bogen gelegene Teil der Membran liefert den Bandapparat.

Beim Verknorpelungsprozefs nehmen die entstehenden Wirbelkörper eine bestimmte, gesetzmäfsige Stellung zu den Ur- oder Muskelsegmenten ein, in der Weise, dafs sie jederseits an zwei derselben angrenzen, zur Hälfte an ein vorhergehendes, zur Hälfte an ein nachfolgendes. Oder in anderen Worten: Wirbelkörper und Muskelsegmente decken sich nicht, sondern alternieren in ihrer Stellung miteinander. Die Notwendigkeit einer derartigen Einrichtung ergibt sich von selbst aus der Aufgabe, welche Wirbelsäule und Muskulatur zusammen zu erfüllen haben. Die Skelettachse mufs zwei entgegengesetzte Eigenschaften vereint zeigen; sie mufs fest, aber auch biegsam sein, fest, um als Stütze des Rumpfes zu dienen, biegsam, um seinen Bewegungen nicht hinderlich zu sein. Da ein einheitlicher Knorpelstab nicht genug Biegsamkeit besitzen würde, kann der Verknorpelungsprozefs nicht in ganzer Ausdehnung der skelettbildenden Schicht erfolgen, sondern es müssen dehnbare Strecken zurückbleiben, welche eine Verschiebung der Knorpelstücke aneinander gestatten. Eine Verschiebung der Knorpelstücke aber ist selbstverständlicherweise nicht möglich, wenn sie so liegen würden, dafs die Muskelfasern an einem und demselben Wirbelstück Ursprung und Ansatz finden würden. Damit die Fasern eines Muskelsegmentes auf zwei Wirbel einwirken können, müssen Muskel- und Wirbelsegmente in ihrer Lage alternieren.

Noch ehe die knorpelige Wirbelsäule ganz angelegt ist, tritt sie bei dem Menschen und den Säugetieren auch schon in das Stadium der Verknöcherung ein, welches beim Menschen am Ende des zweiten Monats beginnt. Die Verknöcherung eines jeden Knorpels erfolgt im grofsen und ganzen in einer übereinstimmenden, typischen Weise. Von der Oberfläche her wuchern Blutgefäfse an einer oder mehreren Stellen in das Innere hinein, lösen die Knorpelgrundsubstanz in einem beschränkten Bezirk auf, so dafs ein kleiner mit Gefäfskapillaren und Markzellen erfüllter Raum entsteht. In seiner Umgebung lagern sich Kalksalze im Knorpel ab. Von einem Teil der gewucherten Markzellen, die zu Osteoblasten werden, wird alsdann Knochensubstanz ausgeschieden. Auf diese Weise ist inmitten des Knorpelgewebes ein sogenannter Knochenkern oder ein Verknöcherungszentrum entstanden, in dessen Umkreis die Zerstörung des Knorpels und der Ersatz durch Knochengewebe immer weiter fortschreitet.

Die Stellen, an welchen sich die einzelnen Knochenkerne bilden, und nicht minder ihre Anzahl sind für die einzelnen Knorpel ziemlich gesetzmäfsig. Es erfolgt im allgemeinen die Verknöcherung eines jeden Wirbels von drei Punkten aus. Zuerst legt sich je ein Knochenkern in der Basis einer jeden Bogenhälfte an, wozu etwas später noch ein dritter Kern in der Mitte des Wirbelkörpers hinzutritt. Im fünften Monat ist die Verknöcherung bis an die Oberfläche des Knorpels vorgedrungen. Jeder Wirbel ist jetzt deutlich aus drei Knochenstücken zusammengesetzt, welche durch Knorpelbrücken an der Basis jeder Bogenhälfte und an ihrer Vereinigung zu den Wirbeldornen noch längere Zeit untereinander verbunden werden. Die letzten Knorpelreste verknöchern erst nach der Geburt. Im ersten Lebensjahr verschmelzen die beiden

Bogenhälften untereinander unter Entwicklung eines knöchernen Dornfortsatzes. Jeder Wirbel läfst sich dann nach Zerstörung der Weichteile in zwei Stücke, in den Körper und in den Bogen, zerlegen. Diese vereinigen sich erst zwischen dem dritten und achten Jahre.

Zur Vervollständigung des Achsenskeletts tragen knorpelige Skeletteile bei, welche der lateralen und der ventralen Wand des Rumpfes zur Stütze dienen, die Rippen und das Brustbein.

Die Rippen entwickeln sich unabhängig von der Wirbelsäule (beim Menschen im zweiten Monat), indem zwischen den einzelen Muskelsegmenten Gewebsstreifen der Zwischenmuskelbänder (Fig. 224 *li*) dem Verknorpelungsprozefs unterliegen. Sie werden zuerst als kleine Spangen in nächster Nähe der Wirbelkörper sichtbar, von hier vergröfsern sie sich rasch ventralwärts. Auf frühen Entwicklungsstadien werden Rippen vom ersten bis zum letzten Segment der Wirbelsäule (beim Menschen das Steifsbein ausgenommen) angelegt, bilden sich aber nur bei niederen Wirbeltieren (Fischen, vielen Amphibien, Reptilien) in einer mehr gleichartigen Weise überall zu gröfseren, die Rumpfwand stützenden Spangen aus, während sie bei den Säugetieren und beim Menschen in den einzelnen Regionen der Wirbelsäule ein verschiedenes Verhalten zeigen. Am Hals-, Lenden- und Kreuzbeinabschnitt treten sie von Anfang an nur in verkümmertem Zustand auf und erfahren später noch zu besprechende Metamorphosen. Nur an der Brustwirbelsäule erreichen sie ansehnliche Dimensionen und lassen hier zugleich einen neuen Skeletteil, das Brustbein, entstehen.

Das Brustbein, welches den Fischen und Dipneusten noch fehlt, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren aber vorkommt, ist ein Bildungsprodukt der Brustrippen und legt sich ursprünglich, wie zuerst Rathke entdeckt hat, als eine paarige Bildung an, die frühzeitig zu einem unpaaren Skelettstück verschmilzt. Für den Menschen hat man gefunden, dafs bei 3 cm langen Embryonen die fünf bis sieben ersten Brustrippen sich bis in die ventrale Fläche der Brust verlängert haben und jederseits in einiger Entfernung von der Medianebene zu einer Knorpelleiste durch Verbreiterung ihrer Enden verbunden sind, während die folgenden Rippen in gröfserer Entfernung von der Medianebene frei enden. Die beiden Brustbeinleisten werden durch häutiges Gewebe voneinander getrennt, später nähern sie sich in der Medianebene und beginnen untereinander von vorn nach hinten zu einem unpaaren Stück zu verschmelzen, von welchem sich später die einzelnen Rippen, die ihm den Ursprung gegeben haben, durch Gelenkbildung absetzen.

Der paarige Ursprung des Brustbeins kann zur Erklärung einiger Abnormitäten dienen. So beobachtet man zuweilen beim Erwachsenen eine Spalte, die, durch Bindegewebe verschlossen, durch das ganze Brustbein hindurchgeht (Fissura sterni), oder man findet einzelne kleinere oder gröfsere Lücken im Körper und Schwertfortsatz des Brustbeins. Alle diese abnormen Fälle erklären sich durch vollständiges oder teilweises Ausbleiben der sonst im embryonalen Leben erfolgenden Verwachsung der beiden Brustbeinleisten.

Rippen und Brustbein verknöchern teilweise unter Entwicklung besonderer Knochenkerne, die ersteren schon vom zweiten Monat, letzteres erst ziemlich spät vom sechsten Fötalmonat an (Fig. 362).

Durch ungleiche Ausbildung der einzelnen Wirbel- und Rippenanlagen und durch hier und da eintretende Verschmelzungen kommen die verschiedenen Abschnitte des Rumpfskeletts zustande: die Hals-, Brust- und Lendenwirbelsäule, das Kreuz- und Steifsbein. Ein richtiges Verständnis dieser Skeletteile ist nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu gewinnen.

An den Halswirbeln verwachsen die rudimentären Rippenanlagen gleich bei ihrem ersten Auftreten an ihrem einen Ende mit dem Wirbelkörper, an ihrem anderen Ende mit einem Auswuchs des Wirbelbogens und umschliefsen mit ihm eine Öffnung, durch welche die Vertebralarterie hindurchzieht, das Foramen transversarium. Der sogenannte Querfortsatz der Halswirbel ist mithin eine zusammengesetzte Bildung und sollte besser als Seitenfortsatz bezeichnet werden: denn die dorsal vom Foramen transversarium gelegene Knochenspange ist vom Wirbel durch Auswachsen gebildet und entspricht allein dem Querfortsatz eines Brustwirbels; die ventrale Spange dagegen ist ein Rippenrudiment, wie sie denn auch einen eigenen Knochenkern besitzt. Am siebenten Halswirbel entwickelt sich zuweilen die Rippenanlage bedeutender, geht keine Verwachsung mit dem Wirbel ein, der infolgedessen auch kein Foramen transversarium besitzt und wird unter den Abnormitäten des Skeletts als freie Halsrippe beschrieben.

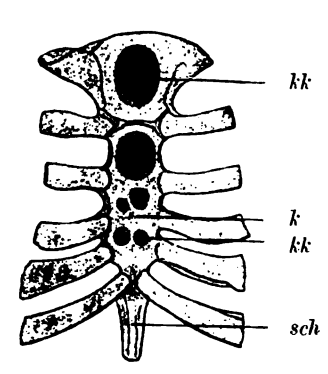


Fig. 362. Knorpeliges Brustbein mit Rippenansätzen eines zweijährigen Kindes mit mehreren Knochenkernen *kk*.
k Knorpel, *kk* Knochenkerne, *sch* Schwertfortsatz.

Auch der Querfortsatz der Lendenwirbel ist besser als Seitenfortsatz zu bezeichnen, da er ein Rippenrudiment einschliefst. Hieraus erklärt sich das zuweilen beim Menschen beobachtete Vorkommen einer 13. Rippe oder einer kleinen Lendenrippe.

Am meisten umgewandelt ist die Kreuzbeingegend. Indem hier in gröfserer Anzahl Wirbel mit dem Beckengürtel in feste Verbindung getreten sind, haben sie ihre Beweglichkeit aneinander verloren und sind zu einem grofsen Knochen, dem Kreuzbein, verschmolzen. Dieses besteht bei menschlichen Embryonen aus fünf getrennten, knorpeligen Wirbeln, von denen sich namentlich die drei ersten durch sehr breite, wohl entwickelte Seitenfortsätze auszeichnen. Ich sage Seitenfortsätze, da vergleichend-anatomische Gründe und entwicklungsgeschichtliche Momente dafür sprechen, dafs in ihnen rudimentäre Sacralrippen, wie sie bei niederen Wirbeltieren selbständig auftreten, mit enthalten sind. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht spricht hierfür die Art der Verknöcherung. Denn jeder Kreuzbeinwirbel verknöchert von fünf Kernen aus. Zu den drei typischen Kernen des Körpers und des Wirbelbogens gesellen sich noch in den Seitenfortsätzen grofse Knochenkerne hinzu, welche den Knochenkernen einer Rippe vergleichbar sind. Sie liefern die bekannten Seitenmassen des Kreuzbeins (Massae laterales), welche die Gelenkflächen zur Verbindung mit den Darmbeinen tragen. Die Verschmelzung der fünf durch Knorpelstreifen getrennten, knöchernen Stücke eines Kreuz-

beinwirbels erfolgt später als in anderen Teilen der Wirbelsäule, nämlich erst im zweiten bis sechsten Lebensjahre. Lange Zeit erhalten sich die fünf Kreuzbeinwirbel durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennt, welche vom 18. Jahre an zu verknöchern beginnen, ein Prozefs, der im 25. Jahre seinen Abschlufs gefunden hat.

An das Kreuzbein schliefsen sich nach hinten noch vier bis fünf rudimentäre Steifswirbel an, welche dem Schwanzskelett der Säugetiere entsprechen und sehr spät erst ihre Knochenkerne erhalten. Vom 30. Lebensjahre an können sie untereinander und zuweilen auch mit dem Kreuzbein verschmelzen.

Besondere Erwähnung verdienen jetzt noch Atlas und Epistropheus. Ihre abweichende Gestalt gewinnen diese Wirbel dadurch, dafs frühzeitig der knorpelige Körper des Atlas (Fig. 363 *a*) mit dem Epistropheus (*e*) verschmilzt und seinen Zahnfortsatz darstellt. Der eine enthält daher weniger, der andere mehr als ein normal entwickelter Wirbel. Dafs der Zahnfortsatz der eigentliche Körper des Atlas ist, läfst sich auch später noch an zwei Punkten erkennen. Erstens wird er, wie jeder andere Wirbelkörper, solange er knorpelig ist, von der Chorda durchsetzt, welche an seiner Spitze ins Ligamentum suspensorium und von diesem in die Schädelbasis eintritt. Zweitens erhält er im fünften Monat der Entwicklung einen eigenen Knochenkern (Fig. 363 *a*), der erst im siebenten Lebensjahre mit dem Körper des Epistropheus vollständig verschmolzen ist.

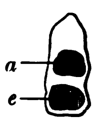


Fig. 363. **Medianschnitt durch den Körper des Epistropheus mit Zahnfortsatz.** Im Knorpel sind zwei Knochenkerne *e* und *a* zu sehen.

Die selbständig gebliebenen Bogenhälften des Atlas verbinden sich ventralwärts von dem Zahnfortsatz untereinander durch einen Gewebsstreifen, in welchem ein selbständiges Knorpelstück gebildet wird (hypochordale Knorpelspange, Froriep), eine Bildung, welche nach Froriep bei den Vögeln jedem Wirbel zukommt. Das Knorpelstück entwickelt im ersten Jahre einen Knochenkern, verschmilzt im fünften bis sechsten Jahre mit den Seitenhälften und bildet den vorderen Bogen.

2. Das Kopfskelett.

Von der Wirbelsäule unterscheidet sich der vorderste Abschnitt des Achsenskeletts, der dem Kopf der Wirbeltiere zur Stütze dient, in sehr wesentlichen Zügen. Es erklärt sich dies, wie aufser der Entwicklungsgeschichte namentlich auch die vergleichende Anatomie lehrt, aus dem Umstand, dafs der Kopf, mit zahlreichen, nur ihm eigentümlichen Organen ausgerüstet, im Bauplan der Wirbeltiere eine bevorzugte Stellung einnimmt. Das Nervenrohr ist hier zu dem voluminösen und in ungleiche Abschnitte abgeteilten Gehirn differenziert, in dessen unmittelbarer Nachbarschaft wieder hoch zusammengesetzte Sinnesorgane, wie Nase, Auge und Ohr, entstanden sind. Auch der im Kopf eingeschlossene Abschnitt des Verdauungsrohrs zeigt in mehrfacher Hinsicht ein eigenartiges Gepräge, indem er die Mundöffnung mit den Organen zur Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung enthält und sofern er aufserdem noch von den der Atmung dienenden

Schlundspalten durchbrochen ist. Dies alles wirkt bestimmend auf die Form des Skeletts ein, welches sich dem Gehirn, den Sinnesorganen und den Aufgaben des Kopfdarms auf das genaueste anpafst und dadurch, zumal bei den höheren Wirbeltieren, zu einem sehr komplizierten Apparat wird. Denselben teilt man bekanntlich in den Lehrbüchern der deskriptiven und ebenso der vergleichenden Anatomie in zwei Abschnitte ein: 1) in die Schädelkapsel, welche das Gehirn und die höheren Sinnesorgane einschliefst, und 2) in das Visceralskelett, welches sich ursprünglich zur Stütze in der Wand der Kopfdarmhöhle ausgebildet hat. An beiden unterscheidet man wie an der Wirbelsäule des Menschen und der Säugetiere drei verschiedene Stadien ihrer Entwicklung, die durch die histologische Beschaffenheit der Stützsubstanz gekennzeichnet werden, ein häutiges, ein knorpeliges und ein knöchernes Stadium. Wir besprechen dieselben nacheinander und zwar getrennt für die Schädelkapsel und für das Visceralskelett.

a) Die häutige und knorpelige Schädelkapsel oder das Primordialcranium.

Auch im Bereich des Kopfes dient zur Grundlage des Skeletts die Chorda, welche sich unter den Hirnblasen nach vorn bis zum Zwischenhirn erstreckt. Um ihr vorderes Ende erfolgt bei den Amnioten die Kopfbeuge, vermöge deren die Achse der ersten Hirnblase mit den zwei folgenden einen spitzen Winkel beschreibt (Fig. 283). Um die Chorda wächst auch hier frühzeitig das Mesenchym herum und umgibt sie mit einer skelettbildenden Schicht; von hier breitet es sich seitwärts und nach oben aus, die fünf Hirnblasen einhüllend, und sondert sich später in die Hirnhäute und eine Gewebsschicht, welche zur Grundlage der Schädelkapsel wird und den Namen **des häutigen Primordialcranium erhalten** hat.

So weit herrscht in der Entwicklung der Wirbelsäule und des Schädels eine Übereinstimmung. Eigenartiger gestalten sich die Verhältnisse mit dem Eintritt des Verknorpelungsprozesses. Während im Bereich des Rückenmarks die skelettbildende Schicht eine regelmäfsige Sonderung in knorpelige und in bindegewebige Teile, in Wirbel und in Wirbelbänder erfährt und dadurch in hintereinander gelegene, verschiebbare Abschnitte gegliedert wird, unterbleibt am Kopf eine derartige Gliederung. Die als häutiges Primordialcranium bezeichnete Gewebsschicht verknorpelt im ganzen zu einer unbeweglichen Kapsel, welche die Hirnblasen einhüllt. Gehen wir auch die ganze Reihe der Wirbeltiere bis zum niedersten durch, bei keinem einzigen findet sich eine Sonderung in bewegliche, Wirbeln entsprechende Segmente. Somit schlagen frühzeitig der vorderste und der übrige Abschnitt des Achsenskeletts verschiedene Entwicklungsrichtungen ein.

Der Gegensatz begreift sich aus den verschiedenen Aufgaben, die hier und dort zu lösen sind, und namentlich aus dem verschiedenen Einflufs, welchen hierbei die Muskelwirkung auf die Gestaltung des Skeletts ausübt. Die Rumpfmuskulatur ist bei den im Wasser lebenden Tieren das wichtigste Lokomotionsorgan, indem sie den Rumpf bald nach dieser, bald nach jener Richtung einbiegt und dadurch im Wasser vorwärts treibt. Wäre dagegen der Kopfabschnitt ebenso biegsam und beweglich, so würde daraus für die Vorwärtsbewegung ein Nachteil

erwachsen, da ein unbeweglicher Teil wie ein Wasserbrecher wirkt. Ferner übernimmt die am Kopf entwickelte Muskulatur eine anders geartete Aufgabe, indem sie bei der Ergreifung der Nahrung und bei dem Atmungsprozeſs, der mit Erweiterung und Verengerung des Kiemendarms einhergeht, ventral gelegene Skeletteile der Skelettachse bald nähert, bald entfernt. Auch hier ist es günstiger, wenn die Skelettachse den Muskeln einen festen Ansatzpunkt darbietet. Die voluminöse Entfaltung des Gehirns und der höheren Sinnesorgane endlich ist ebenfalls ein Moment, welches mitwirkt, den zu ihrer Aufnahme dienenden Teil des Kopfes zu einem unbeweglichen Abschnitt zu machen. In Anbetracht dieser verschiedenen, in gleichem Sinne wirkenden Faktoren wird es verständlich sein, warum am Kopf eine Segmentierung des Achsenskeletts von vornherein ausbleibt.

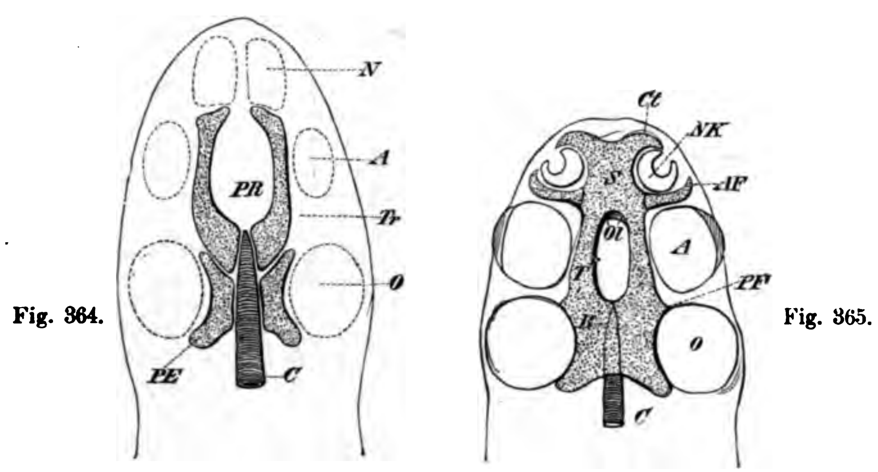


Fig. 364 u. 365. **Anlage des knorpeligen Primordialcranium.** Aus Wiedersheim.

Fig. 364 erstes und Fig. 365 zweites Stadium. *C* Chorda, *PE* Parachordalknorpel, *Tr* Rathkesche Schädelbalken, *PR* Durchtrittsstelle für die Hypophysis, *N*, *A*, *O* Nasengrube, Augen- und Ohrblase, *B* Basilarplatte, *T* Schädelbalken, welche sich nach vorn zur Nasenscheidewand *S* und zur Ethmoidalplatte vereinigt haben, *Ct*, *AF* Fortsätze der Ethmoidalplatte zur Umschliefsung des Geruchsorgans, *Ol* Foramina olfactoria, *PF* Postorbitalfortsatz, *NK* Nasengrube.

Im übrigen herrscht in der Art und Weise, wie sich am häutigen Primordialcranium die Umwandlung in Knorpelgewebe vollzieht, eine grofse Übereinstimmung mit der Wirbelsäule. Bei beiden tritt die Verknorpelung zuerst in der Umgebung der Chorda dorsalis ein (Fig. 364), zu deren Seiten als Grundlage der Schädelbasis zwei Paar längsgestreckter Knorpel entstehen, nach hinten die beiden Parachordalknorpel (*PE*), nach vorn die beiden Rathkeschen Schädelbalken (*Tr*), welche an der Chordaspitze beginnen und von da unter dem Zwischen- und Vorderhirn verlaufen. Bald verschmelzen die vier Stücke untereinander (Fig. 365). Die beiden Parachordalia wachsen zuerst unten, dann auch oben um die Chorda herum, hüllen sie ein und erzeugen so die Basilarplatte (*B*). Ihr vorderer Rand springt nach oben in den Biegungswinkel zwischen Mittel- und Zwischenhirn weit vor und entspricht der späteren Sattellehne. Die nach vorn

ausstrahlenden Rathkeschen Schädelbalken (*T*) verbreitern sich an ihren vorderen Enden und verschmelzen an diesen zu der Ethmoidalplatte (*S*), der Grundlage für den vorderen Schädelabschnitt, der durch Aufnahme des Geruchsorganes sein eigenes Gepräge erhält. In ihrer Mitte bleiben sie lange Zeit getrennt und umschliefsen eine Öffnung, welche der Sattelgrube entspricht und dadurch bedingt ist, dafs von der Mundbucht her die Hypophysentasche entstanden und durch die häutige Schädelbasis hindurch dem Hirntrichter entgegengewachsen ist. Ziemlich spät bildet sich auch als Boden der Sattelgrube unter der Hypophyse eine dünne Knorpelplatte aus, welche nur von den Löchern für die inneren Carotiden durchbrochen wird.

Nachdem die Schädelbasis entwickelt ist, ergreift der Verknorpelungsprozefs die Seitenwand und zuletzt die Decke des häutigen

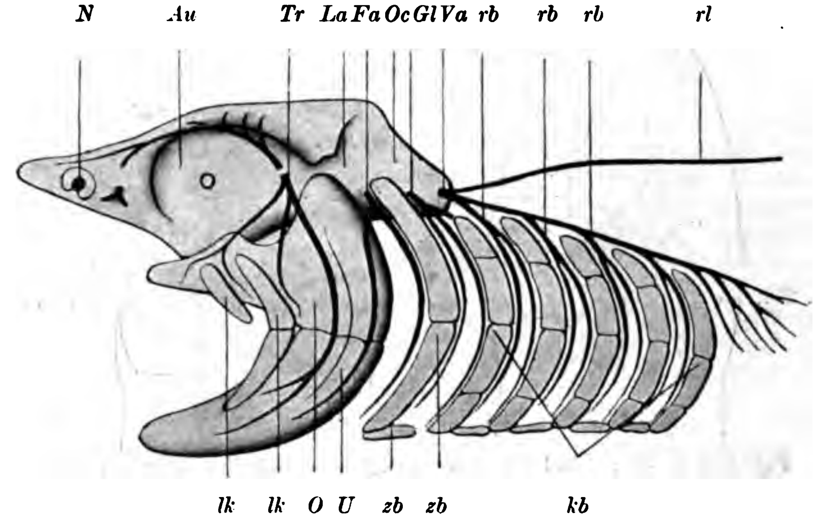


Fig. 366. **Schematische Darstellung des knorpeligen Kopf- und Visceralskeletts und der Hirnnerven eines Selachiers.**

N Nasenkapsel, *Au* Augenhöhle (Orbitalregion), *La* Labyrinthregion, *Oc* Occipitalregion des Schädels, *O* Palatoquadratum, *U* Unterkiefer, *lk* Lippenknorpel, *zb* Zungenbeinbogen, *kb* 1. bis 5. Kiemenbogen, *Tr* Trigeminus, *Fa* Facialis, *Gl* Glossopharyngeus, *Va* Vagus, *rl* Ramus lateralis des Vagus, *rb* Rami branchiales des Vagus.

Primordialcranium, geradeso wie aus dem Wirbelkörper nach oben die Bogenhälften hervorwachsen und schliefslich dorsalwärts im knorpeligen Wirbeldorn ihren Abschlufs erhalten.

Auf diese Weise entwickelt sich bei den niederen Wirbeltieren, bei denen das Achsenskelett zeitlebens im knorpeligen Zustande verharrt (Fig. 366), um das Gehirn eine geschlossene, ziemlich dickwandige Kapsel, das knorpelige Primordialcranium. An ihm unterscheidet man zur besseren Orientierung verschiedene Regionen, wobei man zwei verschiedene Einteilungsprinzipien benutzen kann. Nach dem Verhalten der Chorda dorsalis kann man das Primordialcranium in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt zerlegen. Der hintere Abschnitt reicht bis zur Sattellehne und schliefst

in seiner Basis die Chorda ein, welche beim Menschen vom Zahnfortsatz durch das Ligamentum suspensorium dentis in sie eintritt. Der vordere Abschnitt entwickelt sich vor dem zugespitzten Ende der Chorda aus den RATHKEschen Schädelbalken. GEGENBAUR unterscheidet beide als vertebrale und evertebrale Region (wofür KÖLLIKER die Bezeichnung chordal und prächordal gebraucht). Die zweite Einteilung geht von dem verschiedenen Aussehen aus, welches einzelne Strecken des Primordialcranium durch ihre Beziehungen zu den Sinnesorganen gewinnen. Das vordere Ende der Knorpelkapsel (Fig. 366) nimmt die Geruchsorgane auf, ein folgender Abschnitt erhält Gruben für die Augäpfel, in einem dritten sind die häutigen Gehör-Labyrinthe eingebettet, ein vierter endlich vermittelt die Verbindung mit der Wirbelsäule. Auf diese Weise kann man eine Ethmoidal, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipital-Region unterscheiden.

Bei den höheren Wirbeltieren, bei welchen später in mehr oder minder hohem Grade Verknöcherungsprozesse eingreifen, erreicht das Primordialcranium eine weniger vollkommene Ausbildung; seine Wände bleiben dünner und erhalten an einzelnen Stellen sogar Öffnungen, die durch Bindegewebsmembranen verschlossen werden. Besonders bei den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 367 und 368) wird das knorpelige Primordialcranium nur in unvollkommener Weise angelegt; seine Decke verknorpelt nur in der Umgebung des Hinterhauptlochs, während sie in der Gegend, wo später die Stirn- und Scheitelbeine liegen, häutig bleibt. Eine gröfsere Dicke erreicht der Knorpel an der Schädelbasis und in der Umgebung des Geruchsorgans und des häutigen Labyrinths, wo er die Nasen- und Ohrkapseln erzeugt. Einen vortrefflichen Einblick in die Beschaffenheit des knorpeligen menschlichen Primordialcranium geben die Fig. 367 und 368, welche nach Photographien eines Wachsmodells vom Kopfskelett eines Embryo aus dem dritten Monat angefertigt worden sind. Fig. 367 gibt eine Ansicht des knorpeligen Schädelgrundes bei Betrachtung von oben, Fig. 368 dagegen eine Ansicht halb von der Seite und von unten. Alle Teile des Skeletts, welche aus hyalinem Knorpel bestehen, haben, um eine bessere Unterscheidung zu ermöglichen, einen blauen Farbton erhalten, während mehrere kleine Knochenplättchen, auf welche später noch genauer eingegangen werden wird, teils in grauer, teils in gelber Farbe ausgeführt sind.

Wie man auf den ersten Blick sieht, fehlt beim Menschen in der ganzen oberen Hälfte des Schädels jede Spur von Knorpelgewebe; hier findet sich nur eine dünne, bindegewebige Schicht, welche schon auf früheren Stadien die Hirnblasen einhüllt und als häutiges Primordialcranium unterschieden wird. Sie gibt den Mutterboden für verschiedene Belegknochen ab, die in der Figur nicht mit abgebildet sind. Dagegen ist die ganze Schädelbasis mit einem angrenzenden Teil der Seitenwand in Hyalinknorpel umgewandelt. In der Nasal- und Ethmoidalregion des Kopfskeletts sieht man nicht nur die Nasenscheidewand (Fig. 368 *30*), sondern auch die seitliche Begrenzung (*29*) und die Decke der Riechhöhlen durch dünne Lamellen von Knorpelgewebe gestützt. An der Nasenscheidewand finden sich die JACOBSONschen Knorpel (Cartilagines paraseptales, SPURGAT) (Fig. 368 *31*); „es sind stets zwei vorhanden, an jeder Seite ein gröfseres und ein kleineres“ (MIHALKOVICS); sie erhalten sich beim Menschen, obwohl

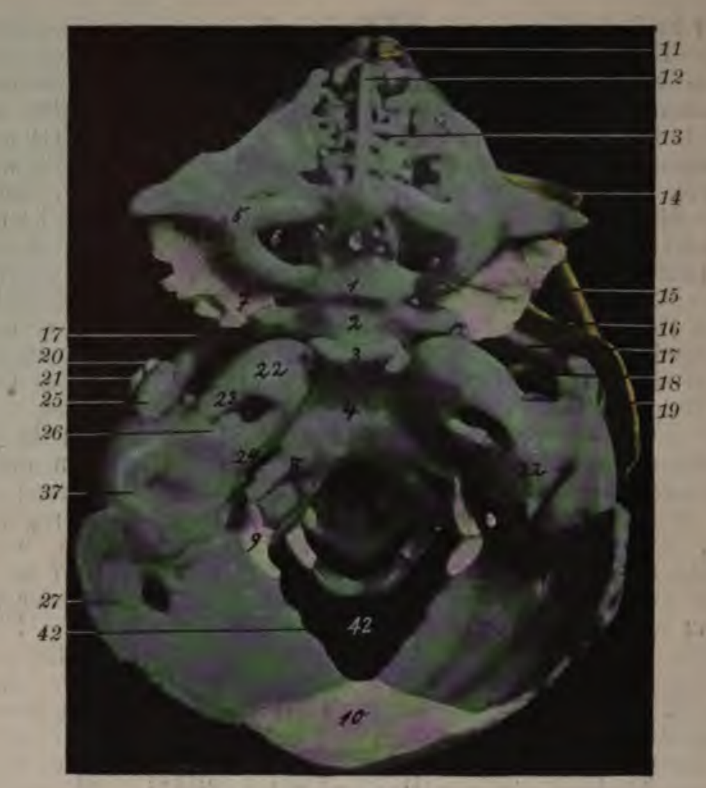


Fig. 367.

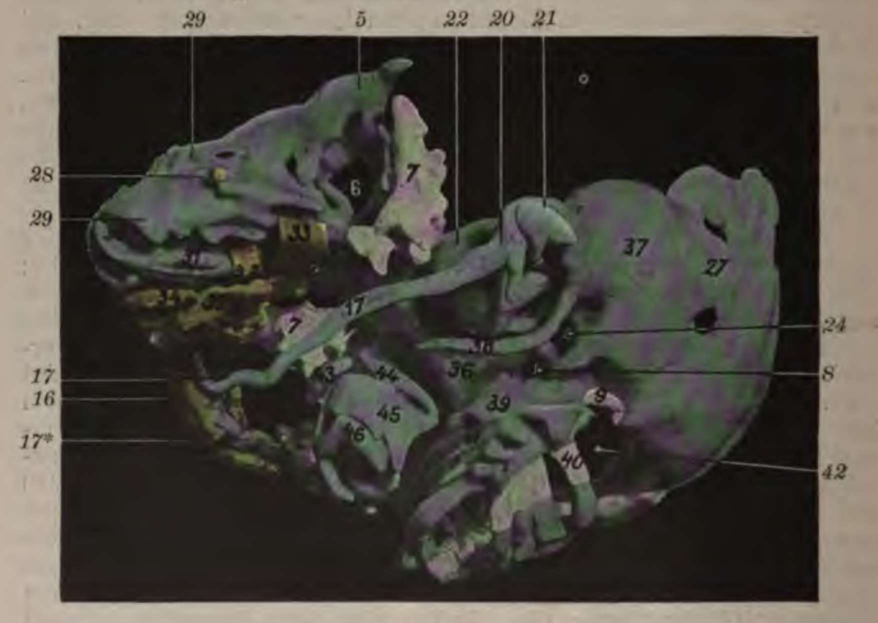


Fig. 368.

Fig. 367 u. 368. Zwei Ansichten vom Kopfskelett eines menschlichen Embryo von 8 cm Steiß-Scheitellänge aus dem dritten Monat der Schwangerschaft.

Aus einer Serie von Querschnitten wurde das knorpelige Primordialcranium nebst den primären und sekundären Knochen von dem Beamten des Berliner anatomisch-biologischen Instituts H. Seitz unter meiner Kontrolle nach dem Bornschen Plattenmodellierverfahren rekonstruiert und im Zieglerschen Atelier als Unterrichtsmodell ausgeführt. Die beiden Zinkographien sind nach photographischer Aufnahme des Modells angefertigt. Das knorpelige Primordialcranium und die knorpeligen Teile der ersten Halswirbel haben einen blauen Farbton erhalten; die primären, aus knorpeliger Anlage entstandenen Knochen und die sekundären oder Belegknochen sind durch hellgraue und durch gelbe Farbe voneinander unterschieden. Das Kopfskelett ist etwa um das Vierfache vergrößert.

Fig. 367. **Ansicht des Kopfskeletts von oben**, nachdem die Belegknochen der Decke (Stirn- und Scheitelbein) beiderseits und linkerseits alle Belegknochen entfernt sind. Rechts sind das Nasenbein (*11*), das Jochbein (*14*), die Schuppe des Schläfenbeins (*19*) nebst Processus zygomaticus (*15*), der knöcherne Unterkiefer (*16*) und der Annulus tympanicus (*18*) mit dargestellt. Durch das außerordentlich weite Hinterhauptsloch (*42*) sieht man auch noch die drei ersten Halswirbel.

Fig. 368. **Ansicht des Kopfskeletts halb von der Seite und von unten.** Auf der linken Hälfte des Schädels sind alle Belegknochen entfernt, mit Ausnahme des Tränenbeins (*28*), des Pflugscharbeins (*32*) und des Gaumenbeins (*33*). Das Visceralskelett, bestehend aus Ambos (*21*), Hammer (*20*), Steigbügel, Meckelschem Knorpel (*17*), Processus styloideus (*38*), Zungenbein (*43* u. *44*), Kehlkopf (*45* u. *46*), ist mit dargestellt. An das Hinterhauptsbein schließen sich die oberen vier Halswirbel an. Auf der rechten Hälfte des Schädels, von der man einzelne Teile noch überblickt, sind die Belegknochen nicht entfernt worden. Man sieht daher den Zwischenkiefer (*34*), den Oberkiefer (*35*) und das Gaumenbein der rechten Seite (ohne Nummer); ferner den knöchernen Unterkiefer (*16*), an dessen Innenfläche der dazu gehörige, ihm dicht anliegende Meckelsche Knorpel (*17**) seinen Weg nimmt.

1 Tuberculum ephippii.
2 Sattelgrube.
3 Sattellehne.
4 Clivus Blumenbachii.
5 Ala orbitalis.
6 Foramen opticum.
7 Ala temporalis.
8 Canalis hypoglossi.
9 Knochenkern der Pars condyloidea.
10 Knöcherner Teil der Hinterhauptschuppe.
11 Os nasale auf der knorpeligen Pars nasalis.
12 Crista galli und
13 Foramina cribosa in der knorpeligen Pars ethmoidalis des Primordialcranium.
14 Os zygomaticum.
15 Processus zygomaticus der Squama temporum.
16 Knöcherner Unterkiefer.
17 Meckelscher Knorpel.
18 Annulus tympanicus.
19 Squama temporum.
20 Hammer.
21 Ambos.
22 Pars petrosa.
23 Meatus auditorius internus.
24 Foramen jugulare oder lacerum posterius.
25 Fortsatz der Regio petrosa über die Gehörknöchelchen.
26 Regio petrosa.
27 Regio occipitalis.
28 Os lacrimale.
29 Seitliche Wand der Nasenkapsel.
30 Knorpelige Nasenscheidewand.
31 Jacobsonscher Knorpel.
32 Vomer.
33 Palatinum.
34 Zwischenkiefer.
35 Oberkiefer.
36 Knorpelige Schädelbasis (Occipito-sphenoidalis).
37 Knorpelige Pars mastoidea.
38 Processus styloideus.
39 Atlas.
40 Knochenkern im Wirbelbogen.
41 Epistropheus.
42 Hinterhauptsloch.
43 Körper des Zungenbeins.
44 Großes Horn des Zungenbeins.
45 Schildknorpel.
46 Ringknorpel.

sie nicht mehr die schon früher für Säugetiere beschriebene Beziehung zum Jacobsonschen Organ haben, bis in das postfötale Leben (E. Schmidt). Auch an der knorpeligen Seitenwand der Nase springt in der Gegend, wo sich das Tränenbein (Fig. 368 *28*) entwickelt, ein kurzer runder Knorpelstab vor und umgreift den Tränennasengang von der Seite. „Er verhält sich", wie Mihalkovics bemerkt, „zum Oberkieferfortsatz ähnlich wie der Meckelsche Knorpel zum Unterkieferfortsatz: an der lateralen Seite beider entwickelt sich Knochengewebe; und der Knorpelfortsatz atrophiert im sechsten bis siebenten Monat."

Der Rücken der äufseren Nase ist knorpelig und setzt sich nach hinten kontinuierlich in die gleichfalls knorpelige Decke des Geruchslabyrinths fort, welche von zahlreichen Öffnungen für Äste der Riechnerven durchbohrt (Fig. 367 *13*) und in ihrer Mitte mit einer weit vorspringenden Crista galli (*12*) versehen ist. Seitwärts geht die Cartilago cribrosa in zwei dünne Knorpelplatten über, welche die Gegend der Pars orbitalis des Stirnbeins einnehmen, die Augenhöhlen von oben decken und sich nach hinten und seitwärts in flügelförmig beschaffene Knorpel (*5*) fortsetzen, welche den kleinen Keilbeinflügeln entsprechen und eine sehr weite Öffnung für den Durchtritt des Sehnerven enthalten (Canalis opticus) (Fig. 367 und 368 *6*). Der vordere, zur Seite der Cartilago cribrosa gelegene Teil dieser horizontalen Knorpelplatte mufs später rückgebildet werden, während der hintere, seitwärts mehr vorspringende Abschnitt zu den Alae orbitales verknöchert.

In der Mitte der Schädelbasis ist die Keilbeingegend schon im knorpeligen Zustand in ihrer charakteristischen Form vorgebildet: die Sattelgrube (Fig. 367 *2*), das davor gelegene Tuberculum ephippii (*1*) und die weit vorspringende Sattellehne (*3*). Seitwärts von der Sattelgrube geht das Knorpelgewebe kontinuierlich in zwei flügelartige Knochenfortsätze über, in die Alae temporales (*7*) des Keilbeins, welche auf einem noch jüngeren Stadium ebenfalls aus Knorpel bestanden (siehe hierüber auch S. 390).

Die ganze hintere Hälfte der Schädelbasis, welcher die Labyrinth- und Occipitalregion angehören, stellt einen dicken, nach vorn mit dem Keilbeinkörper kontinuierlich zusammenhängenden Ring von Knorpelgewebe dar, welcher das bei jungen Embryonen aufserordentlich weite Hinterhauptsloch (*42*) einschliefst. Nach den Kanälen, die den Knorpel durchsetzen, und nach der Modellierung der Oberfläche sind in der Labyrinth- und Occipitalregion deutlich folgende Teile zu unterscheiden: der von der Sattellehne zum Hinterhauptsloch schräg abfallende Clivus Blumenbachii (*4*), die Pars condyloidea mit dem Canalis hypoglossi (*8*), die Pars petrosa (*22*) mit dem Meatus auditorius internus (*23*). Pars condyloidea (*8*) und Pars petrosa (*22*) gehen teils mit ihrem Knorpelgewebe kontinuierlich ineinander und in den knorpeligen Körper des Keil- und Hinterhauptbeins (*3* u. *4*) über, teils sind sie durch das Foramen lacerum posterius (*24*) schärfer voneinander geschieden. Erwähnenswert an der Pars petrosa ist auch ein kleiner Fortsatz (*25*), welcher sich von oben her über Hammer (*20*) und Ambofs (*21*) hinüberlegt. Nach hinten geht die knorpelige Pars petrosa (*26*) ohne Abgrenzung in die Pars mastoidea (*37*) und diese in die knorpelige Hinterhauptsschuppe (*27*) über. Nur an zwei Stellen sind auch im hinteren Teil des knorpeligen Primordialcraniums Verknöcherungen aufgetreten, welche erst später zu besprechen sind, nämlich in den Partes condyloideae (*9*) und in der Mitte der Schuppe (*10*).

b) Das häutige und das knorpelige Visceralskelett.

Aufser dem knorpeligen Primordialcranium entwickeln sich am Kopfe noch zahlreiche Knorpelstücke (Fig. 366), welche den Wandungen der Kopfdarmhöhle zur Stütze dienen, in ähnlicher, wenn auch nicht direkt vergleichbarer Weise, wie im Bereich der Wirbelsäule die in

den Rumpfwandungen entstandenen Rippen. Sie bilden zusammen einen Skelettapparat, der in der Reihe der Wirbeltiere sehr tiefgreifende, interessante Metamorphosen erfährt. Während er bei den niederen Wirbeltieren eine mächtige Entfaltung erreicht, verkümmert er zum Teil bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren; mit dem Teil aber, welcher bestehen bleibt, gibt er die Grundlage für den Gesichtsschädel ab. Ich beginne mit einer kurzen Skizze der ursprünglichen Verhältnisse niederer Wirbeltiere, besonders der Selachier.

Wie schon in einem früheren Kapitel (S. 180) beschrieben worden ist, werden die Seitenwände der Kopfdarmhöhle von den Schlundspalten durchsetzt. Die Substanzstreifen zwischen ihnen heifsen die häutigen Schlund- oder Visceralbogen. Sie bestehen aus einer bindegewebigen Grundlage, die nach aufsen von Epithel überzogen wird, aus quer gestreiften Muskelfasern und aus den Schlundbogengefäfsen (s. S. 357). Sie werden, da sie verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben und demgemäfs auch eine verschiedene Form gewinnen, als Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen unterschieden. Der vorderste von ihnen ist der Kieferbogen; er dient zur Begrenzung der Mundhöhle. Ihm folgt, nur durch eine rudimentäre Schlundspalte, das Spritzloch, getrennt, der Zungenbeinbogen, welcher zum Ursprung der Zunge in Beziehung steht. An ihn schliefsen sich gewöhnlich fünf Kiemenbogen an.

Zur Zeit, wo das häutige Primordialcranium verknorpelt, finden auch Verknorpelungsprozesse im Bindegewebe der häutigen Schlundbogen statt und lassen die knorpeligen Schlundbogen (Fig. 369) entstehen. Diese zeigen eine regelmäfsige Gliederung in mehrere übereinandergelegene, durch Bindegewebe beweglich verbundene Stücke.

Fig. 369. Kopf eines Haifisch-Embryo von elf Linien Länge. Aus Parker.
Tr Rathkescher Schädelbalken, *Pl.Pt* Palato-Quadratum, *Mn* Mandibularknorpel, *Hy* Hyoidbogen, *Br¹* erster Kiemenbogen, *Sp* Spritzloch, *Cl¹* erste Kiemenspalte, *Lch* Rinne unter dem Auge, *Na* Nasenanlage, *E* Augapfel, *Au* Ohrblase, *C. 1, 2, 3* Gehirnblasen, *Hm* Hemisphären, *f.n.p* Stirnnasenfortsatz.

Der Kieferbogen zerfällt, wie das Skelett des ausgebildeten Tieres zeigt (Fig. 366), auf jeder Seite in ein knorpeliges Palatoquadratum (*O*) und in einen Unterkiefer (*U*) (Mandibulare). Dieselben tragen in der sie überziehenden Schleimhaut die Kieferzähne. Die beiden Unterkiefer werden in der Medianebene durch eine straffe Bindegewebsmasse untereinander verbunden. Die folgenden Schlundbogen haben dagegen das Gemeinsame, dafs ihre beiden, in mehrere Stücke gegliederten Seitenhälften ventralwärts durch ein unpaares Verbindungsstück, die Copula, in ähnlicher Weise wie die ventralen Rippenenden durch das Brustbein zusammenhängen. Die Stücke des Zungenbeinbogens bezeichnet man in der Reihenfolge von oben nach unten als Hyomandibulare und Hyoid und die Copula als Os entoglossum.

Bei den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 160, 178, 179) werden im häutigen Zustand ähnliche Gebilde wie bei den Selachiern

angelegt, gehen aber in der Folgezeit nur zum kleinen Teil in knorpelige Stücke über, die auch ihrerseits niemals eine ansehnlichere Entfaltung erlangen und zugleich ihre ursprüngliche Funktion eingebüfst haben. Sie helfen den Gesichtsteil des Kopfskeletts bilden. Zum Teil haben sie uns schon in früheren Kapiteln, bei Besprechung des Kopfdarms und des Geruchsorgans beschäftigt.

Wie schon auf Seite 179 hervorgehoben ist, wird bei sehr jungen, menschlichen und Säugetier-Embryonen die Mundöffnung von der Seite und von unten durch die paarigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze begrenzt (Fig. 178). Die ersteren stehen in der Medianebene weit auseinander, indem sich von oben her der unpaare Stirnfortsatz zunächst als ein breiter, hügeliger Vorsprung zwischen sie hineinschiebt. Später wird der Stirnfortsatz gegliedert, indem sich auf seiner gewölbten Fläche die beiden Geruchsgrübchen mit den zum oberen Mundrand führenden Nasenrinnen entwickeln (vergl. S. 318); er zerfällt dann in die äufseren und die inneren Nasenfortsätze. Die äufseren Nasenfortsätze werden vom Oberkieferfortsatz durch eine Rinne getrennt, welche vom Auge zur Nasenfurche führt und die erste Anlage des Tränenkanals ist.

Auf den ersten Schlundbogen folgt nach hinten der Zungenbeinbogen (Fig. 178, 181, 373 *zb*), getrennt durch eine kleine Schlundspalte, welche zur Paukenhöhle und Ohrtrompete wird. An ihn schliefsen sich noch drei weitere Schlundbogen mit drei Schlundfurchen (resp. Spalten), welche nur von kurzem Bestand sind.

Auf einem späteren Stadium finden Verschmelzungen zwischen den die Mundöffnung umgebenden Fortsätzen statt (Fig. 322). Indem die Oberkieferfortsätze sich weiter nach innen vorschieben, treffen sie auf die inneren Nasenfortsätze, verwachsen mit ihnen und erzeugen einen zusammenhängenden oberen Mundrand. Dabei wird jedes Geruchsgrübchen mit der Nasenrinne in einen Kanal umgewandelt, der mit einer inneren Öffnung dicht hinter dem Oberkieferrand in die Mundhöhle führt. Auch verlieren der häutige Ober- und Unterkieferrand ihre oberflächliche Lage, indem die sie überziehende Haut sich in Falten nach aufsen erhebt und die Lippen bildet, welche von jetzt ab die Begrenzung der Mundöffnung übernehmen.

Ein drittes Stadium führt mit der Entwicklung des Gaumens die Anlage des Gesichts im wesentlichen ihrer Vollendung entgegen (vergl. S. 321, 322). Vom häutigen Oberkiefer nehmen zwei nach innen in die Mundhöhle vorspringende Leisten ihre Entstehung (Fig. 322, 323) und vergröfsern sich zu den in horizontaler Richtung sich ausbreitenden Gaumenplatten. In der Medianebene treten dieselben zusammen und verschmelzen untereinander und mit dem mittleren Teil des Stirnfortsatzes, der sich mittlerweile unter Vergröfserung des Geruchsorgans zur Nasenscheidewand verdünnt hat (Fig. 325). So ist von der primären Mundhöhle ein oberer Raum abgetrennt worden, welcher zur Vergröfserung der Nasenhöhlen beiträgt und sich durch die Choanen in die Rachenhöhle öffnet; gleichzeitig ist eine neue Decke der Mundhöhle entstanden, der Gaumen, der sich weiter in harten und in weichen Gaumen sondert.

An dem jetzt im häutigen Zustand ausgebildeten Gesicht führt der Verknorpelungsprozefs eine weitere Sonderung herbei. Indessen läfst er bei den Säugetieren im Vergleich zu den Selachiern nur kleine und unbedeutende Skeletteile entstehen, welche teils wieder

rückgebildet werden (MECKELscher Knorpel), teils als Gehörknöchelchen im Dienste des Gehörs Verwendung finden, teils sich zur Anlage des Zungenbeins und Schildknorpels umwandeln.

Wie die Verhältnisse im einzelnen sich gestalten, soll nach Präparaten menschlicher Embryonen noch genauer beschrieben werden. Das schon oben besprochene Wachsmodell des menschlichen Kopfskeletts zeigt uns bei seitlicher Ansicht (Fig. 368) der Labyrinthregion von aufsen dicht anliegend ein kleines Knorpelchen, welches sich nach seiner Form leicht als Ambofs (*21*) erkennen läfst. Mit ihm artikuliert der Hammer (*20*), welcher mit seinem langen Fortsatz kontinuierlich in den MECKELschen Knorpel (*17*) übergeht. Dieser reicht ventralwärts bis zur Mittellinie herab und vereinigt sich mit dem gleichen Stück der anderen Seite durch Bindegewebe zu einer Art Symphyse. Noch deutlicher sind die genannten Teile in Fig. 370 zu sehen, in welcher die Labyrinthregion des in Fig. 368 abgebildeten Modells für sich allein stärker vergröfsert ist.

1 2 3 5 7 6 8

4 7 9

Fig. 370. **Labyrinthregion eines menschlichen Embryo nach dem Modell Fig. 368,** stärker vergröfsert.

1 Steigbügel, *2* Ambofs, *3* Hammer, *4* Manubrium mallei, *5* Langer Hammerfortsatz, der sich in den MECKELschen Knorpel fortsetzt, *6* Os angulare, *7* Annulus tympanicus, *8* MECKELscher Knorpel, *9* Griffelfortsatz.

Sehr lehrreich für die Entwicklung des Visceralskeletts ist auch die Figur 371, welche den Kopf und Hals eines schon älteren menschlichen Embryo aus dem fünften Monat darstellt. Hier sind die kleinen Knorpelchen des Visceralskeletts nach Abtragung der Haut durch Präparation freigelegt: der Ambofs (*am*), der Hammer (*ha*) und der mit ihm zusammenhängende MECKELsche Knorpel (*MK*). Nach hinten vom ersten Visceralbogen folgt in einiger Entfernung der zweite oder der Zungenbeinbogen, welcher auch der REICHERTsche Knorpel genannt wird, er ist in drei Abschnitte gesondert. Der oberste Abschnitt ist mit der Labyrinthregion, dem noch knorpeligen Felsenbein, verschmolzen und stellt die Anlage des Griffelfortsatzes (Proc. styloideus) dar (Fig. 368 *38*, 370 *9*, 371 *grf*); der mittlere ist beim Menschen bindegewebig geworden und bildet ein festes Band, das Ligamentum stylohyoideum (Fig. 371 *lsth*), während er bei vielen Säugetieren zu einem ansehnlichen Knorpel wird; der dritte untere Abschnitt liefert das kleine Horn des Zungenbeins (Fig. 371 *kh*). Letzteres kann zuweilen, indem die untere Strecke des Ligamentum stylohyoideum verknorpelt, zu ansehnlicher Länge entwickelt sein und bis dicht zum unteren Ende des Griffelfortsatzes hinaufreichen.

Im dritten Schlundbogen tritt nur in der ventralen Strecke ein Verknorpelungsprozeſs ein und läſst auf jeder Seite des Halses die groſsen Zungenbeinhörner (Fig. 368 *44* u. 371 *gh*) hervortreten. Groſse und kleine Hörner setzen sich an ein unpaares, median gelegenes Knorpelstück an, welches einer Copula des Visceralskeletts der Selachier entspricht und zum Körper des Zungenbeins wird (Fig. 368 *43*).

Auf Verknorpelungen endlich, die in der Gegend des ursprünglich vierten und fünften, häutigen Schlundbogens entstehen, läſst sich der Ursprung des Schildknorpels nach den Untersuchungen von DUBOIS und GEGENBAUR zurückführen (Fig. 368 *45*).

Nach neueren Untersuchungen (BAUMGARTEN, JACOBY, ZONDEK) scheint mir der Steigbügel (Fig. 370 *1*) ein einheitliches Skelettstück zu sein, das sich im obersten Teil des häutigen Zungenbeinbogens in unmittelbarer Nähe der knorpeligen Ohrkapsel anlegt. Seine ringförmige Beschaffenheit rührt daher, daſs sein Bildungsgewebe von einem kleinen Ast der Carotis interna, der Arteria mandibularis oder perforans stapedia, durchbohrt wird. Diese bildet sich später bei dem Menschen und einigen Säugetieren vollständig zurück, während sie bei anderen (Nagern, Insektenfressern etc.) als ziemlich ansehnliches Gefäſs erhalten bleibt.

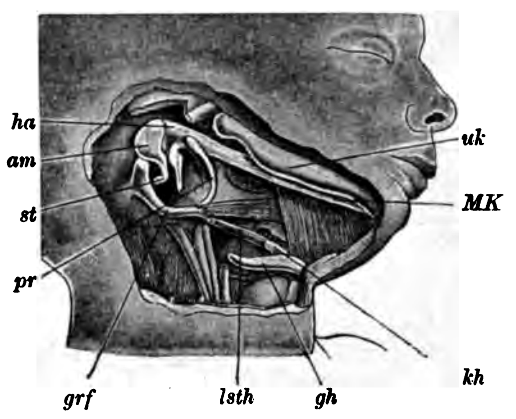


Fig. 371. **Kopf und Hals eines menschlichen Embryo von 18 Wochen mit freigelegtem Visceralskelett.** Vergröſsert. Nach KÖLLIKER.

Der Unterkiefer ist etwas abgehoben, um den MECKELschen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Das Trommelfell ist entfernt und der Paukenring (Annulus tympanicus) sichtbar. *ha* Hammer, der noch ohne Unterbrechung in den MECKELschen Knorpel *MK* übergeht, *uk* knöcherner Unterkiefer (Dentale) mit seinem am Schläfenbein artikulierenden Gelenkfortsatz, *am* Amboſs, *st* Steigbügel, *pr* Paukenring (Annulus tympanicus), *grf* Griffelfortsatz, *lsth* Ligamentum stylohyoideum, *kh* kleines Horn des Zungenbeins, *gh* groſses Horn des Zungenbeins.

Für die hier vertretene Ansicht, daſs der Steigbügel dem zweiten, Hammer und Amboſs dem ersten Schlundbogen angehören, spricht auch das wichtige Verhältnis der Nervenverteilung am Musculus stapedius und am Tensor tympani, wie kürzlich in zutreffender Weise von RABL hervorgehoben worden ist. Der Muskel des Steigbügels wird von dem Nerv des zweiten Schlundbogens, dem Facialis, versorgt; er bildet eine zusammengehörige Gruppe mit dem M. stylohyoideus und dem hinteren Bauch des Biventer; der Muskel des Hammers empfängt einen Ast des Trigeminus, welcher der Nerv des Kieferbogens ist.

Ursprünglich befinden sich alle Gehörknöchelchen, in weiches Gallertgewebe eingebettet, auſserhalb der Paukenhöhle, die noch als eine enge Spalte erscheint. Erst nach der Geburt ändert sich dieses Verhältnis. Unter Aufnahme von Luft weitet sich die Paukenhöhle aus, ihre Schleimhaut stülpt sich zwischen die Gehörknöchelchen aus,

wobei das eben erwähnte Gallertgewebe einem Schrumpfungsprozefs anheimfällt. Gehörknöchelchen und Chorda tympani kommen so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen; genau betrachtet aber sind sie nur in dieselbe vorgeschoben, da sie auch beim Erwachsenen noch in Schleimhautfalten eingeschlossen sind und dadurch mit der Wand der Paukenhöhle ihren ursprünglichen und genetisch begründeten Zusammenhang bewahren.

c) Die Entwicklung des knöchernen Kopfskeletts.

Bis jetzt ist im grofsen und ganzen der Aufbau des Kopfskeletts noch ein einfacher. Dagegen erreicht er auf dem dritten Entwicklungsstadium mit dem Eintritt des Verknöcherungsprozesses in kurzer Zeit eine sehr hohe Komplikation. Die Komplikation wird namentlich dadurch herbeigeführt, dafs sich zwei vollständig verschiedene Knochenarten entwickeln, von denen man die eine als primordiale, die andere als Deck- oder Belegknochen bezeichnet hat.

Primordiale Knochen sind solche, die sich aus dem knorpeligen Primordialskelett selbst entwickeln. Entweder entstehen hierbei, wie es bei der Verknöcherung der Wirbelsäule, der Rippen und des Brustbeins beschrieben wurde, Knochenkerne im Innern des Knorpels nach Erweichung und Auflösung seiner Grundsubstanz, oder es ändert die Knorpeloberhaut (das Perichondrium) ihre bildende Tätigkeit und scheidet anstatt Knorpelschichten Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aus. Im ersten Fall kann man von einer entochondralen, im zweiten Fall von einer perichondralen Verknöcherung reden. Auf beide Weisen kann das knorpelige Primordialskelett verdrängt und durch ein knöchernes ersetzt werden, wobei in den einzelnen Wirbeltierklassen Knorpelreste in bald gröfserem, bald geringerem Umfang erhalten bleiben.

Am Kopfskelett menschlicher Embryonen beginnen schon einzelne primordiale Knochen im dritten Monat aufzutreten; sie sind in den Fig. 367 u. 368 leicht an dem hellgrauen Ton von dem blau gefärbten Knorpel zu unterscheiden: die grofsen Keilbeinflügel (*7*), die Knochenkerne (*9*) in den knorpeligen Partes condyloideae (*8*) und ein Knochenkern (*10*) in der Hinterhauptsschuppe.

Die Deck- oder Belegknochen dagegen nehmen aufserhalb des Primordialschädels in dem ihn einhüllenden Bindegewebe ihren Ursprung entweder in der seine Oberfläche bedeckenden Haut oder in der die Kopfdarmhöhle auskleidenden Schleimhaut. Sie sind daher Verknöcherungen, welche am ganzen übrigen Achsenskelett nicht vorkommen und welche auch dem Kopfskelett ursprünglich fremd sind. Daher kann man sie auf früheren Entwicklungsstadien und in manchen Wirbeltierklassen selbst beim erwachsenen Tier abpräparieren, ohne den Primordialschädel in irgend einer Weise zu beschädigen. Anders liegt es bei den primären Knochen, deren Entfernung immer eine teilweise Zerstörung des Knorpelskeletts bedingt.

Wenn die Belegknochen dem Kopfskelett, wie oben gesagt wurde, ursprünglich fremd sind, so erwächst daraus die Frage nach ihrer Herkunft. Zu ihrer Beantwortung mufs ich etwas weiter ausholen. Bei niederen Wirbeltieren

entwickelt sich aufser dem inneren, knorpeligen Achsenskelett noch ein äufseres oder Hautskelett, welches zum Schutz der Körperoberfläche dient, sich aber am Mund auch noch eine Strecke weit in die Kopfdarmhöhle fortsetzt und hier als Schleimhautskelett bezeichnet werden kann. Im einfachsten Zustand besteht es, wie der Schuppenpanzer der Selachier, aus kleinen, dicht beieinander gelegenen Zähnchen, den Placoidschuppen, die durch Verknöcherung von Haut- und Schleimhautpapillen hervorgegangen sind (siehe S. 191). In anderen Abteilungen der Fische setzt sich der Hautpanzer aus gröfseren oder kleineren Knochenplatten zusammen, die an ihrer freien Fläche zahlreiche Zähnchen oder einfachere Stacheln tragen. Sie werden als Schuppen, Schilder, Tafeln, Hautknochen je nach ihrer Form und Gröfse beschrieben; sie lassen sich aus dem Placoidschuppenpanzer der Selachier in sehr einfacher Weise ableiten dadurch, dafs gröfsere oder kleinere Gruppen von Zähnchen an ihrer Basis verschmolzen sind und so gröfsere oder kleinere Skelettstücke erzeugt haben. Gröfsere Knochenstücke entstehen meist im Bereich des Kopfskeletts und besonders an solchen Stellen, wo knorpelige Teile der Schädelkapsel oder der Schlundbogen dicht an die Oberfläche herantreten. So findet man bei vielen Ganoiden und Teleostiern das Gehirn von einer doppelten Kapsel eingehüllt, von einer inneren, rein knorpeligen oder mit Knochenkernen versehenen Kapsel und von einem ihr unmittelbar aufliegenden, knöchernen Panzer. Bei den höheren Wirbeltieren wird das Hautskelett meist vollständig rückgebildet, am Kopf aber bleibt es zum grofsen Teil erhalten und liefert die oben erwähnten Deck- und Belegknochen, die zur Ergänzung und Vervollständigung des inneren Skeletts beitragen.

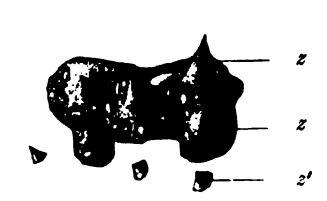


Fig. 372. **Pflugscharbein (Vomer) einer 1,3 cm langen Axolotllarve.**
Durch Verschmelzung von Zähnen *z*, *z* ist eine zahntragende Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden. *z'* in Entwicklung begriffene Zahnspitzchen, die sich später an den Rand der Knochenplatte ansetzen und zu ihrem Wachstum beitragen.

In die ursprüngliche Entwicklung der Deckknochen kann man bei vielen Amphibien noch interessante Einblicke tun (Fig. 372). Pflugschar- und Gaumenbeine z. B., welche Belegknochen sind, entstehen bei sehr jungen Tritonlarven in der Weise, dafs sich in der Schleimhaut der Mundhöhle kleine Zähnchen (*z'*) bilden, und dafs diese dann an ihrer Basis zu kleinen, zahntragenden Knochenplatten (*z*, *z*) verschmelzen. Die Knochenplatten vergröfsern sich eine Zeitlang, indem in der benachbarten Schleimhaut weitere Zahnspitzen angelegt werden und sich an ihren Rand neu ansetzen; später verlieren sie häufig den Besatz der Zähnchen, welche resorbiert und zerstört werden. Der hier geschilderte, ursprüngliche Entwicklungsprozefs der Deckknochen ist bei den meisten Amphibien, man kann sagen, abgekürzt. Bei ihnen werden an den Stellen der Schleimhaut, welche Pflugschar- und Gaumenbein einnehmen, Zahnspitzen überhaupt nicht mehr angelegt, sondern es findet in der Gewebsschicht, in welcher sonst die Basen der Zähnchen verschmolzen sein würden, ein Verknöcherungsprozefs direkt statt. In derselben abgekürzten

Weise nehmen dann auch die Deckknochen bei allen Reptilien, Vögeln und Säugetieren ihren Ursprung.

Bei den höheren Wirbeltieren, und namentlich bei den Säugetieren, sind das Primordialcranium, die primären Verknöcherungen und die Belegknochen, die bei den Fischen und Amphibien auch beim erwachsenen Tiere leicht voneinander zu unterscheiden sind, nur auf sehr frühen Entwicklungsstadien als gesonderte Teile zu erkennen. Leicht ist ihre Unterscheidung auch noch an dem Kopfskelett des menschlichen Embryo aus dem dritten Monat, wie aus den Fig. 367 und 368 zu ersehen ist. Hier sind die Belegknochen durch einen gelben Farbton gut kenntlich gemacht: in Fig. 368 das Nasale (*11*), das Zygomaticum (*14*), die Schuppe des Schläfenbeins (*19*) mit Processus zygomaticus (*15*), der Annulus tympanicus (*18*), der knöcherne Unterkiefer (*16*). Auf der linken Seite des Modells sind sie abgetrennt, damit die einzelnen Teile des knorpeligen Primordialcranium für sich leichter zu überschauen sind. Bei der in Fig. 368 dargestellten seitlichen Ansicht nimmt man von Belegknochen noch das Tränenbein (*28*), Pflugschar- und Gaumenbein (*32* u. *33*), endlich den Zahnfortsatz und die Gaumenplatte vom Zwischen- und Oberkiefer (*34* und *35*) wahr.

Später wird am Kopfskelett des Menschen, wie überhaupt aller höheren Tiere, die Erkennung des verschiedenartigen Ursprungs der Skeletteile immer schwieriger, zuletzt unmöglich. Es hängt dies von verschiedenen Faktoren ab. Einmal wird das knorpelige Primordialcranium von Anfang an in einem teilweise verkümmerten Zustande angelegt; ein grofser Teil seiner Decke fehlt; die so entstandene Öffnung wird durch eine Bindegewebsmembran verschlossen. Zweitens schwindet das knorpelige Primordialcranium später teils durch Auflösung, teils durch Umwandlung in primordiale Knochen fast vollständig bis auf geringe Reste, welche sich allein in der knorpeligen Nasenscheidewand und den damit verbundenen Knorpeln der äufseren Nase erhalten haben. Drittens ist am ausgebildeten Schädel eine Unterscheidung der primordialen Knochen und der Deckknochen nicht mehr möglich, weil letztere ihre oberflächliche Lage verlieren, sich innig mit den aus dem Primordialschädel entstandenen Knochen verbinden und mit ihnen, die Lücken ausfüllend, ein festes, geschlossenes Knochengehäuse gemischten Ursprungs bilden. Viertens verschmelzen beim erwachsenen Tiere vielfach Knochen, die beim Embryo getrennt angelegt werden und sich bei niederen Wirbeltieren auch getrennt erhalten. Es verschmelzen nicht nur Knochen desselben Ursprungs, sondern auch Beleg- und primordiale Knochen, wodurch die Möglichkeit ihrer Unterscheidung später vollständig aufgehoben wird. Viele Knochen des menschlichen Schädels stellen somit Knochenkomplexe dar. Im allgemeinen kann als Regel gelten, dafs die Verknöcherungen an der Basis und Seitenwand des Schädels primordiale sind, dafs dagegen an der Decke und im Gesicht Belegknochen auftreten.

Im einzelnen gehören zu den primordialen Elementen folgende Teile des menschlichen Schädels: 1) das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des oberen Teiles der Schuppe, 2) das Keilbein mit Ausnahme der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes, 3) das Siebbein und die Muscheln, 4) die Pyramide und der Warzenfortsatz des

Schläfenbeins, 5) die Gehörknöchelchen: Hammer, Ambofs, Steigbügel, 6) der Körper des Zungenbeins mit grofsem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen: 1) der obere Teil der Schuppe des Hinterhauptsbeins, 2) das Scheitelbein, 3) das Stirnbein, 4) die Schuppe des Schläfenbeins, 5) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 6) der Annulus tympanicus, 7) das Gaumenbein, 8) Pflugscharbein, 9) Nasenbein, 10) Tränenbein, 11) Jochbein, 12) Oberkiefer, 13) Unterkiefer.

Nach dieser Übersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

α) Knochen der Schädelkapsel.

1) Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des dritten Monats von drei (Fig. 367), dann vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach vorn, ein anderer nach hinten vom Hinterhauptsloch (Fig. 367 *10*), zwei weitere zu seinen Seiten (Fig. 367 und 368 *9*). Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grad ihrer Entwicklung durch breitere, später schmälere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugetieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weit oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungszentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im dritten Fötalmonat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen eine Schuppe zu bilden, doch so, dafs bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Teile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitalia lateralia und O. basilare noch durch schmale Knorpelreste voneinander getrennt. Im ersten Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitenteilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im dritten bis vierten Jahre der Grundteil (Pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus fünf getrennten Knochen entstandener Komplex.

2) Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die bei niederen Wirbeltierklassen getrennt bleibende Teile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptsbeins nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickeln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die grofsen Flügel. Beim Menschen treten die Knochenkerne des letzteren in der knorpeligen Anlage des Keilbeins am frühzeitigsten auf (Fig. 367 und 368 *7*).

Bei den meisten Säugetieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen, die grofsen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welches sich nach vorn an

das Hinterhauptsbein anschliefst. Beim Menschen vereinigen sich schliefslich noch beide durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifen zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzung der zahlreichen Knochenkerne geht hier in der Reihenfolge vor sich, dafs im sechsten fötalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt und im ersten Lebensjahre sich noch die grofsen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äufseren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden. Im Bindegewebe der Seitenwand entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenplättchen, das sich bei vielen Säugetieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skelettstück (Os pterygoideum) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3) Das Schläfenbein ist ein Komplex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum gröfsten Teil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Teil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschliefst und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des zweiten Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen noch zwei Deckknochen, Schuppe und Paukenteil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der Paukenteil (Fig. 370 *7*, 371 *pr*) anfänglich ein schmaler Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfells dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach aufsen von den Gehörknöchelchen, besonders nach aufsen vom Hammer (*ha*) und des mit ihm verbundenen MECKELschen Knorpels (*MK*). So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen untereinander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äufseren Gehörgang zur Stütze dient; die Platte verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der lange Fortsatz des Hammers beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschoben waren.

Bei niederen Wirbeltieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als Os petrosum, Os tympanicum und Os squamosum unterschieden.

4) Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind primordiale Knochen, die sich aus dem hinteren Teil der knorpeligen Nasenkapsel entwickeln, während ihr vorderer Teil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äufseren Nasenknorpel liefert.

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im allgemeinen am Anfange des dritten Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Tränenbein

Schläfenbeins, 5) die Gehörknöchelchen: Hammer, Ambofs, Steigbügel, 6) der Körper des Zungenbeins mit grofsem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen: 1) der obere Teil der Schuppe des Hinterhauptsbeins, 2) das Scheitelbein, 3) das Stirnbein, 4) die Schuppe des Schläfenbeins, 5) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 6) der Annulus tympanicus, 7) das Gaumenbein, 8) Pflugscharbein, 9) Nasenbein, 10) Tränenbein, 11) Jochbein, 12) Oberkiefer, 13) Unterkiefer.

Nach dieser Übersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

α) Knochen der Schädelkapsel.

1) Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des dritten Monats von drei (Fig. 367), dann vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach vorn, ein anderer nach hinten vom Hinterhauptsloch (Fig. 367 *10*), zwei weitere zu seinen Seiten (Fig. 367 und 368 *9*). Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grad ihrer Entwicklung durch breitere, später schmälere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugetieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weit oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungszentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im dritten Fötalmonat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen eine Schuppe zu bilden, doch so, dafs bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Teile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitalia lateralia und O. basilare noch durch schmale Knorpelreste voneinander getrennt. Im ersten Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitenteilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im dritten bis vierten Jahre der Grundteil (Pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus fünf getrennten Knochen entstandener Komplex.

2) Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die bei niederen Wirbeltierklassen getrennt bleibende Teile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptsbeins nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickeln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die grofsen Flügel. Beim Menschen treten die Knochenkerne des letzteren in der knorpeligen Anlage des Keilbeins am frühzeitigsten auf (Fig. 367 und 368 *7*).

Bei den meisten Säugetieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen, die grofsen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welches sich nach vorn an

das Hinterhauptsbein anschliefst. Beim Menschen vereinigen sich schliefslich noch beide durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifen zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzung der zahlreichen Knochenkerne geht hier in der Reihenfolge vor sich, dafs im sechsten fötalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt und im ersten Lebensjahre sich noch die grofsen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äufseren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden. Im Bindegewebe der Seitenwand entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenplättchen, das sich bei vielen Säugetieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skelettstück (Os pterygoideum) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3) Das Schläfenbein ist ein Komplex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum gröfsten Teil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Teil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschliefst und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des zweiten Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen noch zwei Deckknochen, Schuppe und Paukenteil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der Paukenteil (Fig. 370 *7*, 371 *pr*) anfänglich ein schmaler Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfells dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach aufsen von den Gehörknöchelchen, besonders nach aufsen vom Hammer (*ha*) und des mit ihm verbundenen Meckelschen Knorpels (*MK*). So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen untereinander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äufseren Gehörgang zur Stütze dient; die Platte verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der lange Fortsatz des Hammers beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschoben waren.

Bei niederen Wirbeltieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als Os petrosum, Os tympanicum und Os squamosum unterschieden.

4) Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind primordiale Knochen, die sich aus dem hinteren Teil der knorpeligen Nasenkapsel entwickeln, während ihr vorderer Teil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äufseren Nasenknorpel liefert.

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im allgemeinen am Anfange des dritten Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Tränenbein

Schläfenbeins, 5) die Gehörknöchelchen: Hammer, Ambofs, Steigbügel, 6) der Körper des Zungenbeins mit grofsem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen: 1) der obere Teil der Schuppe des Hinterhauptsbeins, 2) das Scheitelbein, 3) das Stirnbein, 4) die Schuppe des Schläfenbeins, 5) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 6) der Annulus tympanicus, 7) das Gaumenbein, 8) Pflugscharbein, 9) Nasenbein, 10) Tränenbein, 11) Jochbein, 12) Oberkiefer, 13) Unterkiefer.

Nach dieser Übersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

α) Knochen der Schädelkapsel.

1) Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des dritten Monats von drei (Fig. 367), dann vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach vorn, ein anderer nach hinten vom Hinterhauptsloch (Fig. 367 *10*), zwei weitere zu seinen Seiten (Fig. 367 und 368 *9*). Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grad ihrer Entwicklung durch breitere, später schmälere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugetieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weit oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungszentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im dritten Fötalmonat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen eine Schuppe zu bilden, doch so, dafs bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Teile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitalia lateralia und O. basilare noch durch schmale Knorpelreste voneinander getrennt. Im ersten Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitenteilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im dritten bis vierten Jahre der Grundteil (Pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus fünf getrennten Knochen entstandener Komplex.

2) Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die bei niederen Wirbeltierklassen getrennt bleibende Teile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptsbeins nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickeln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die grofsen Flügel. Beim Menschen treten die Knochenkerne des letzteren in der knorpeligen Anlage des Keilbeins am frühzeitigsten auf (Fig. 367 und 368 *7*).

Bei den meisten Säugetieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen, die grofsen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welches sich nach vorn an

das Hinterhauptsbein anschliefst. Beim Menschen vereinigen sich schliefslich noch beide durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifen zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzung der zahlreichen Knochenkerne geht hier in der Reihenfolge vor sich, dafs im sechsten fötalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt und im ersten Lebensjahre sich noch die grofsen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äufseren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden. Im Bindegewebe der Seitenwand entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenplättchen, das sich bei vielen Säugetieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skelettstück (Os pterygoideum) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3) Das Schläfenbein ist ein Komplex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum gröfsten Teil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Teil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschliefst und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des zweiten Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen noch zwei Deckknochen, Schuppe und Paukenteil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der Paukenteil (Fig. 370 *7*, 371 *pr*) anfänglich ein schmaler Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfells dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach aufsen von den Gehörknöchelchen, besonders nach aufsen vom Hammer (*ha*) und des mit ihm verbundenen Meckelschen Knorpels (*MK*). So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen untereinander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äufseren Gehörgang zur Stütze dient; die Platte verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der lange Fortsatz des Hammers beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschoben waren.

Bei niederen Wirbeltieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als Os petrosum, Os tympanicum und Os squamosum unterschieden.

4) Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind primordiale Knochen, die sich aus dem hinteren Teil der knorpeligen Nasenkapsel entwickeln, während ihr vorderer Teil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äufseren Nasenknorpel liefert.

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im allgemeinen am Anfange des dritten Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Tränenbein

Schläfenbeins, 5) die Gehörknöchelchen: Hammer, Ambofs, Steigbügel, 6) der Körper des Zungenbeins mit grofsem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen: 1) der obere Teil der Schuppe des Hinterhauptsbeins, 2) das Scheitelbein, 3) das Stirnbein, 4) die Schuppe des Schläfenbeins, 5) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 6) der Annulus tympanicus, 7) das Gaumenbein, 8) Pflugscharbein, 9) Nasenbein, 10) Tränenbein, 11) Jochbein, 12) Oberkiefer, 13) Unterkiefer.

Nach dieser Übersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

α) Knochen der Schädelkapsel.

1) Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des dritten Monats von drei (Fig. 367), dann vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach vorn, ein anderer nach hinten vom Hinterhauptsloch (Fig. 367 *10*), zwei weitere zu seinen Seiten (Fig. 367 und 368 *9*). Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grad ihrer Entwicklung durch breitere, später schmälere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugetieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weit oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungszentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im dritten Fötalmonat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen eine Schuppe zu bilden, doch so, dafs bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Teile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitalia lateralia und O. basilare noch durch schmale Knorpelreste voneinander getrennt. Im ersten Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitenteilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im dritten bis vierten Jahre der Grundteil (Pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus fünf getrennten Knochen entstandener Komplex.

2) Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die bei niederen Wirbeltierklassen getrennt bleibende Teile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptsbeins nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickeln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die grofsen Flügel. Beim Menschen treten die Knochenkerne des letzteren in der knorpeligen Anlage des Keilbeins am frühzeitigsten auf (Fig. 367 und 368 *7*).

Bei den meisten Säugetieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen, die grofsen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welches sich nach vorn an

das Hinterhauptsbein anschliefst. Beim Menschen vereinigen sich schliefslich noch beide durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifen zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzung der zahlreichen Knochenkerne geht hier in der Reihenfolge vor sich, dafs im sechsten fötalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt und im ersten Lebensjahre sich noch die grofsen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äufseren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden. Im Bindegewebe der Seitenwand entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenplättchen, das sich bei vielen Säugetieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skelettstück (Os pterygoideum) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3) Das Schläfenbein ist ein Komplex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum gröfsten Teil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Teil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschliefst und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des zweiten Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen noch zwei Deckknochen, Schuppe und Paukenteil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der Paukenteil (Fig. 370 *7*, 371 *pr*) anfänglich ein schmaler Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfells dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach aufsen von den Gehörknöchelchen, besonders nach aufsen vom Hammer (*ha*) und des mit ihm verbundenen Meckelschen Knorpels (*MK*). So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen untereinander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äufseren Gehörgang zur Stütze dient; die Platte verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der lange Fortsatz des Hammers beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschoben waren.

Bei niederen Wirbeltieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als Os petrosum, Os tympanicum und Os squamosum unterschieden.

4) Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind primordiale Knochen, die sich aus dem hinteren Teil der knorpeligen Nasenkapsel entwickeln, während ihr vorderer Teil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äufseren Nasenknorpel liefert.

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im allgemeinen am Anfange des dritten Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Tränenbein

und Pflugscharbein. Von diesen ist das Stirnbein ursprünglich ebenfalls eine paarige Bildung und besteht als solche noch bis ins zweite Lebensjahr hinein, in welchem die Verschmelzung in der Stirnnaht beginnt. Nasen- und Tränenbeine sind Belegknochen der knorpeligen Nasenkapsel (Fig. 367 *11* u. 368 *28*). Das Pflugscharbein entsteht zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenscheidewand im dritten Monat als paarige Bildung (Fig 368 *32*). Die beiden Lamellen verschmelzen später unter Schwund des zwischen ihnen gelegenen Knorpels.

β) Knochen des Visceralskeletts.

Die übrigen Kopfknochen, welche bisher nicht erwähnt wurden, gehören dem Visceralskelett an, teils als primordiale, teils als Belegknochen.

Primordiale Teile sind das Zungenbein und die Gehörknöchelchen, Ambofs, Hammer und Steigbügel. Sie zeichnen sich durch sehr geringe Dimensionen aus und treten gegenüber den mächtig entwickelten Belegknochen sehr in den Hintergrund. Das Zungenbein beginnt gegen Ende des embryonalen Lebens von mehreren Punkten aus zu verknöchern. Die Gehörknorpel enthalten schon im vierten Monat vom Periost aus einen knöchernen Überzug, innerhalb dessen hier und da Knorpelreste auch beim Erwachsenen bestehen bleiben. Nach neueren Untersuchungen erweist sich der Hammer als ein zusammengesetztes Skelettstück. Der lange Fortsatz nämlich entwickelt sich als ein Belegknochen (Fig. 370 *6*) auf dem Teil des Meckelschen Knorpels (*8*), der zwischen Felsenbein und Paukenring hindurchtritt. Während der Knorpel sich rückbildet, verschmilzt der Belegknochen mit dem gröfseren primordialen Teil des Hammers. Wahrscheinlich entspricht er dem Os angulare niederer Wirbeltiere.

Die Belegknochen des Visceralskeletts, Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein, Jochbein und Unterkiefer entwickeln sich in der Umgebung der Mundöffnung im Bindegewebe des häutigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsatzes.

Die Oberkiefer (Fig. 368 *35*) sind ein Komplex von zwei Paar Knochen, die sich bei den meisten Wirbeltieren auch getrennt erhalten. Ein Paar entwickelt sich aus den beiden Oberkieferfortsätzen lateral von der knorpeligen Nasenkapsel. Das andere Paar erscheint in der achten bis neunten Woche, wie Th. Kölliker genau verfolgt hat, auf dem zwischen beiden Nasenlöchern gelegenen Teil des Stirnfortsatzes. Es entspricht einem wirklichen paarigen Zwischenkiefer (Intermaxillare, Praemaxillare) und schliefst später die Anlagen der vier Schneidezähne in sich ein (Fig. 368 *34*).

Die zwei Zwischenkiefer verschmelzen beim Menschen frühzeitig mit den Anlagen der zwei Oberkiefer, nachdem sich zuvor die zwei häutigen Oberkieferfortsätze mit den inneren Nasenfortsätzen verbunden haben. An jugendlichen Schädeln bezeichnet noch eine vom Foramen incisivum quer nach aufsen ziehende, nahtartige Stelle (die Sutura incisiva), welche zuweilen auch beim Erwachsenen erhalten ist, die Grenze zwischen Maxillare und Intermaxillare.

Von den zwei Oberkiefern wachsen frühzeitig horizontale Lamellen in die Gaumenfortsätze hinein und erzeugen mit entsprechenden Fortsätzen der beiden Gaumenbeine den harten oder knöchernen Gaumen (Fig. 368).

Gaumenbeine (Fig. 368 *33*) und Flügelbeine entwickeln sich in der Decke und Seitenwand der Mundhöhle; sie sind daher Schleimhautknochen. Die Flügelbeine legen sich, wie schon auf S. 391 erwähnt wurde, den knorpeligen, nach vorn gerichteten Auswüchsen der grofsen Keilbeinflügel an. Bei vielen Säugetieren erhalten sie sich zeitlebens getrennt vom Keilbein, beim Menschen aber verwachsen sie mit ihm und werden nun als innere Lamelle des Flügelfortsatzes von der äufseren Lamelle unterschieden, welche durch Verknöcherung des Knorpels ihren Ursprung nimmt.

Die Vorgänge bei der Entwicklung des Visceralskeletts, welche hier und in früheren Abschnitten (S. 180, 321) besprochen worden sind, geben die Grundlage ab für das Verständnis von Mifsbildungen, welche beim Menschen ziemlich häufig in der Oberkiefer- und Gaumengegend beobachtet werden. Ich meine die Lippen-, Kiefer- und Gaumenspalten, welche nichts anderes als Hemmungsmifsbildungen sind. Sie entstehen, wenn die einzelnen Anlagen, von welchen die Oberlippe, der Oberkiefer und der Gaumen gebildet werden, nicht zur normalen Vereinigung gelangen (Fig. 303, 322—325).

Die Hemmungsmifsbildung kann sehr verschiedene Variationen darbieten, je nachdem die Verwachsung gänzlich oder nur teilweise auf beiden Seiten des Gesichts oder nur einseitig unterblieben ist.

Bei totaler Hemmung, bei doppelseitiger Gaumen-, Kiefer-, Lippenspalte stehen beide Nasenhöhlen mit der Mundhöhle durch eine von vorn nach hinten durchgehende, linke und rechte Spalte in weitem Zusammenhang. Von oben ragt die Nasenscheidewand frei in die Mundhöhle hinein, nach vorn verbreitert sie sich und trägt hier den mangelhaft ausgebildeten Zwischenkiefer mit den verkümmerten Schneidezähnen. Vor ihm liegt ein kleiner Hautwulst, die Anlage des Mittelstücks der Oberlippe. Seitwärts von den Spalten und den Nasenlöchern, die nach unten keinen Abschlufs erhalten haben, liegen die beiden getrennten Oberkieferfortsätze mit den knöchernen Oberkiefern und den Anlagen der Eck- und Backzähne. Von ihnen springen die horizontalen Gaumenplatten nur eine kleine Strecke weit als Leisten in die Mundhöhle vor und haben den Anschlufs an die Nasenscheidewand nicht erreicht. Eine derartige Mifsbildung ist sehr lehrreich auch für das Verständnis der früher beschriebenen normalen Entwicklungsprozesse.

Wenn die Hemmung nur eine teilweise ist, so kann die Verschmelzung entweder nur an den Oberkieferfortsätzen oder nur an den Gaumenplatten auf einer oder auf beiden Seiten unterbleiben. Im ersten Fall entsteht die Kieferlippenspalte oder sogar nur eine Lippenspalte (Hasenscharte), während harter und weicher Gaumen normal gebildet sind. Im anderen Falle ist der Oberkiefer gut entwickelt und äufserlich von einer Mifsbildung nichts wahrzunehmen, während ein einseitiger oder doppelseitiger Spalt durch den weichen Gaumen oder gleichzeitig auch noch durch den harten Gaumen hindurchgeht (Wolfsrachen).

Mit eingreifenden Metamorphosen ist die Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers verbunden. Wie schon früher dargestellt wurde, wird bei den jüngsten Embryonen die Mundhöhle von unten her durch die häutigen Unterkieferfortsätze begrenzt. In

ihnen entwickelt sich dann der MECKELsche Knorpel (Fig. 368 *17*, 370 *5* u. 371 *MK*), der mit seinem Schädelende die Anlage des Hammers (*20* u. *ha*) liefert und dadurch wieder mit dem Ambofs (*21* u. *am*) in Gelenkverbindung steht (vergl. S. 385). An seinem ventralen Ende verbindet er sich in der Mittellinie bei den Säugetieren mit dem entsprechenden Teil der anderen Seite, während beim Menschen ein kleiner Zwischenraum zwischen ihnen bleibt.

Da die oben genannten kleinen Knorpelchen im ersten häutigen Schlundbogen entstanden sind, entsprechen sie in ihrer Lage, nicht minder auch in ihrer gegenseitigen Verbindung und in manchen anderen Beziehungen den grofsen Knorpelstücken, die wir oben bei den Selachiern (Fig. 366) als Palatoquadratum (*O*) und Mandibulare (*U*) kennen gelernt haben. Bei den Selachiern dienen Palatoquadratum und Mandibulare als echter Kieferapparat, indem sie auf ihren Rändern die nur in der Schleimhaut befestigten Zähne tragen und indem sich an ihre Oberfläche die Kaumuskeln ansetzen.

Bei den Säugetieren und beim Menschen ist die Aufgabe der im ersten Schlundbogen entstandenen Knorpel eine wesentlich andere geworden; sie sind in den Dienst des Gehörapparats getreten; eine tiefgreifende, in ihrem Endergebnis wunderbare und höchst bedeutungsvolle Metamorphose hat sich hier vollzogen. Um dieselbe zu verstehen, mufs ich ein paar vergleichend-anatomische Tatsachen kurz berühren.

Mit dem Auftreten von Verknöcherungen verliert der primäre Unterkiefer bei den Knochenfischen, Amphibien und Reptilien seine einfache Beschaffenheit und wandelt sich zu einem oft sehr zusammengesetzten Apparat um. Die Verknöcherungen sind wieder in derselben Weise, wie es im Bereich des übrigen Kopfskeletts der Fall ist, von zweierlei verschiedener Art, primäre und sekundäre. Primär ist ein Knochen, der im Gelenkteil des Knorpels auftritt und das Os articulare liefert. Dazu gesellen sich mehrere, im umgebenden Bindegewebe entstehende Belegknochen, von denen zweien, dem Angulare und dem Dentale, eine allgemeinere Bedeutung zukommt. Beide legen sich an der Aufsenseite des Knorpelstabes an, das Angulare nahe am Gelenk, das Dentale nach vorn von ihm bis zur Symphyse. Das Dentale wird ein wichtiges Skelettstück, das eine beträchtliche Gröfse erreicht, in seinem oberen Rande die Zähne aufnimmt und den MECKELschen Knorpel derart umwächst, dafs er fast allseitig in einen knöchernen Cylinder eingeschlossen wird. Der ganze komplizierte Apparat, zusammengesetzt aus mehreren Knochen und aus dem von ihnen eingeschlossenen, ursprünglichen Knorpel, bewegt sich im primären Kiefergelenk zwischen Palatoquadratum und Os articulare.

Denselben Anlagen begegnen wir auch bei den Säugetieren und beim Menschen wieder. Im Gelenkteil des Unterkieferknorpels, der die Form des Hammers angenommen hat (Fig. 368 *20*, 370 *3* u. 371 *ha*), bildet sich ein besonderer Knochenkern, der dem Articulare anderer Wirbeltiere entspricht. In seiner Nähe erscheint als Belegknochen ein aufserordentlich kleines Angulare (Fig. 370 *6*), das später mit ihm verschmilzt und den langen Fortsatz des Hammers liefert. Der zweite Belegknochen oder das Dentale (Fig. 368 *16* u. 371 *uk*) erreicht dagegen eine beträchtliche Gröfse und wird allein zum später funktionierenden Unterkiefer, während die übrigen Teile, welche bei den Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln im zusammen-

gesetzten Kieferapparat beim Kaugeschäft mitwirken (Palatoquadratum resp. Quadratum, Articulare, Angulare und MECKELscher Knorpel), ihre ursprüngliche Funktion verlieren und eine anderweite Verwendung finden.

Die wichtigste Veranlassung zu dieser tiefgreifenden Umgestaltung ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, dafs bei den Säugetieren und beim Menschen sich an Stelle des primären Kiefergelenks ein neues sekundäres Kiefergelenk entwickelt. Das primäre Kiefergelenk, in welchem das zahntragende Dentale bewegt wird, liegt, wie wir oben gesehen haben, zwischen Palatoquadratum und Articulare.

Da nun bei den Säugetieren das Palatoquadratum und das Articulare dem Ambofs und dem Hammer entsprechen, so ist im Hammer-Ambofsgelenk das primäre Kiefergelenk niederer Wirbeltiere zu suchen. Vermittelst desselben wird bei den Säugetieren und dem Menschen das Dentale nicht mehr bewegt, weil dieses selbst mit der Schädelkapsel eine direktere Gelenkverbindung eingeht. Es sendet nämlich einen Knochenfortsatz, den Processus condyloideus (Fig. 371) nach oben empor und verbindet sich hierdurch mit der Schuppe des Schläfenbeins in einiger Entfernung vor dem primären Gelenk zum sekundären Kiefergelenk, an welchem nur Belegknochen teilnehmen.

Die naturgemäfse Folge von der neuen Gelenkbildung ist, dafs der primäre Unterkieferapparat für den Kauakt überflüssig geworden ist und in seiner Entwicklung gehemmt wird. Ambofs, Hammer und das dem letzteren verbundene Angulare werden in Teile des Gehörorgans umgewandelt (siehe S. 385). Der übrige Teil des MECKELschen Knorpels (Fig. 368 *17* u. 371 *MK*) beginnt beim Menschen vom sechsten Monat an zu verkümmern. Eine Strecke, welche vom langen Fortsatz des Hammers an oder von der Fissura petrotympanica bis zur Eintrittsstelle in den knöchernen Unterkiefer am Foramen alveolare reicht, wandelt sich in einen Bindegewebsstreifen, das Ligamentum laterale internum maxillae inferioris, um. Eine kleine Strecke nahe am vorderen Ende erhält schon früh einen besonderen Knochenkern und verschmilzt mit dem Belegknochen. Was sonst noch vom MECKELschen Knorpel im Kanal des Unterkiefers vom Foramen alveolare an eingeschlossen ist, wird allmählich zerstört und aufgelöst, doch werden Reste des Knorpels noch beim Neugeborenen in der Symphyse aufgefunden.

Ursprünglich ist der knöcherne Unterkiefer eine paarige Bildung, bestehend aus zwei zahntragenden Hälften. Diese erhalten sich bei vielen Säugetieren auch getrennt und werden durch Bindegewebe zu einer Symphyse verbunden. Beim Menschen vereinigen sie sich im ersten Lebensjahr durch Verknöcherung des Zwischengewebes zu einem unpaaren Stück.

3. Über die Stellung des Kopfskeletts zum Rumpfskelett.

Schon in verschiedenen Abschnitten dieses Lehrbuchs, bei Besprechung der Ursegmente, des Nervensystems, besonders aber jetzt bei Besprechung des Achsenskeletts wurde auf vielfache Übereinstimmungen hingewiesen, welche zwischen Einrichtungen des Kopfes und des Rumpfes wahrgenommen werden. Auf die Übereinstimmungen

und Verschiedenheiten, welche zwischen beiden Regionen des Körpers im Laufe ihrer Entwicklung hervortreten, sei hier im Zusammenhang noch einmal kurz hingewiesen.

Die Gliederung des Wirbeltierkörpers nimmt ihren Ausgang von den Wandungen der primären Leibessäcke, deren dorsaler an die Chorda und das Nervenrohr angrenzender Abschnitt durch Faltenbildung in hintereinandergelegene Säckchen, die Ursegmente, zerfällt (Fig. 129 u. 130).

Da sich aus der Wand der Ursegmente die willkürliche Muskulatur entwickelt, so stellt sie das am frühzeitigsten segmentierte Organsystem der Wirbeltiere dar. Die „Myomerie" ist nun wohl die direkte Ursache einer segmentalen Anordnung der peripheren Nervenbahnen, indem die zu einem Segment gehörenden Bewegungsnerven sich zu einer vorderen Wurzel an ihrem Austritt aus dem Rückenmark vereinigen und ebenso die Empfindungsnerven, die von einer entsprechenden Hautstrecke herkommen, zusammen eine sensible Wurzel darstellen.

Zur Zeit, wo sich die Segmentierung der Muskulatur und der peripheren Nervenbahnen schon ausgebildet hat, ist das Skelett noch ungegliedert; denn es wird nur dargestellt durch die Chorda dorsalis. Das weiche Mesenchym, welches die Chorda und das Nervenrohr einhüllt und zum Mutterboden für das später in die Erscheinung tretende, gegliederte Achsenskelett wird, ist noch eine zusammenhängende Füllmasse.

In dieser Zeit ist die Sonderung von Kopf und Rumpf schon erfolgt. Sie wird erstens dadurch herbeigeführt, dafs sich am vordersten Abschnitt des Körpers die höheren Sinnesorgane anlegen, zweitens dadurch, dafs sich das Nervenrohr zu den ansehnlichen Hirnblasen ausweitet, drittens dadurch, dafs die Wandungen des Kopfdarms von regelmäfsigen Schlundspalten durchbohrt werden und so ebenfalls eine Art von Segmentierung (die Branchiomerie) erfahren.

Der sich in dieser Weise zum Kopf umwandelnde Abschnitt des Körpers ist von Anfang an gegliedert und baut sich aus Segmenten auf, deren Zahl noch strittig ist.

Die Entwicklung von Schlundspalten hat noch weitere Verschiedenheiten zwischen Kopf und Rumpf zur Folge. Der vorderste Teil der Leibeshöhle wird durch das Auftreten der Schlundspalten in mehrere, hintereinandergelegene Kopfhöhlen gegliedert. Indem diese ihren Hohlraum verlieren, hat sich am Kopfe eine der Brust- und Bauchhöhle entsprechende Einrichtung zurückgebildet. Ferner entwickeln sich aus den Wandzellen der Kopfhöhlen ansehnliche, quergestreifte Muskelmassen zur Bewegung und Verengerung der einzelnen Abschnitte des Kiemendarms, während am Rumpf die willkürliche Muskulatur nur von den Ursegmenten abstammt. Diese breiten sich am Rumpf sowohl dorsalwärts über das Nervenrohr, als auch ventral in die Brust- und Bauchwand aus, während sie am Kopf auf einen kleinen Raum beschränkt bleiben und keine reichere Entwicklung erfahren.

Nachdem so Kopf und Rumpf schon in hohem Grade verschiedenartig geworden sind, beginnt sich erst das knorpelige Achsenskelett anzulegen. Es ist mithin eine Einrichtung von verhältnismäfsig jungem Ursprung, wie sie denn

auch nur dem Stamm der Wirbeltiere eigentümlich ist und hier selbst ihrem einfachsten Vertreter, dem Amphioxus lanceolatus, noch fehlt.

Das knorpelige Achsenskelett entwickelt sich von vornherein in den beiden Hauptabschnitten des Körpers zum Teil in gleichartiger, zum Teil in ungleichartiger Weise.

Gleichartig ist die Entwicklung, insofern der Verknorpelungsprozefs am Kopf und Rumpf im perichordalen Bindegewebe beginnt, sich dann von oben und unten um die Chorda erstreckt und sie einscheidet und schliefslich sich noch auf die Bindegewebsschicht fortsetzt, welche das Nervenrohr umhüllt.

Die Ungleichartigkeit dagegen spricht sich in der eintretenden oder ausbleibenden Segmentierung aus. Am Rumpf entsteht unter dem Einflufs der Muskulatur eine Gliederung des knorpeligen Achsenskeletts, indem feste Wirbelstücke mit bindegewebig bleibenden Zwischenwirbelbändern abwechseln. Am Kopf entwickelt sich gleich eine zusammenhängende Knorpelkapsel um die Hirnblasen. Die Gliederung, welche sich hier in anderen Organsystemen, in dem Auftreten der Ursegmente und in der Anordnung der Hirnnerven ausprägt, hat keine Gliederung des zu ihnen gehörigen Achsenskeletts zur Folge. Bei keinem Wirbeltier ist im Laufe seiner Entwicklung eine wechselnde Folge von Knorpelstücken und von bindegewebigen Zwischenscheiben als erste Anlage des Primordialcranium beobachtet worden. Eine solche aber als ursprünglicheren Zustand vorauszusetzen, scheint keine Veranlassung vorzuliegen. Lassen sich doch in der geringen Entwicklung der aus den Ursegmenten des Kopfes hervorgehenden Muskeln, in der voluminösen Entfaltung des Gehirns und der Sinnesorgane Faktoren erblicken, welche den Kopf schon früh zu einem minder beweglichen Abschnitt als den Rumpf gemacht haben. Damit aber kommt für den Kopf die Ursache, welche am Rumpf die Segmentierung des Achsenskeletts notwendig gemacht hat, in Wegfall.

In den letzten Jahren ist von mehreren Seiten (Rosenberg, Stöhr, Froriep) die Ansicht ausgesprochen worden, dafs in einigen Wirbeltierklassen die Occipitalregion des Primordialcranium einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion erfahre und so gleichsam „in stetem kaudalen Vorrücken begriffen sei“.

Aufser der Gliederung in Wirbel spricht sich eine Segmentierung des Achsenskeletts noch in dem Auftreten von unteren Bogen aus, welche sich von vorn nach hinten in regelmäfsiger Folge wiederholen. Sie werden am Kopf als Schlundbogen, am Rumpf als Rippen bezeichnet. Auch die Lage dieser Skeletteile steht in Abhängigkeit zu den ersten Segmentierungen, von welchen der Organismus der Wirbeltiere betroffen wurde. Denn die Rippen entwickeln sich zwischen den Muskelsegmenten durch Verknorpelungsprozesse in den sie trennenden Bindegewebsblättern, den Zwischenmuskelbändern; die Schlundbogen aber stehen in Abhängigkeit zu den Schlundspalten, durch welche die ventrale Kopfgegend in eine Summe aufeinanderfolgender Segmente zerlegt worden ist. Aus dem Bestehen von Rippen und von Schlundbogen läfst sich nicht folgern, dafs die dazu gehörige Skelettachse gleichfalls segmentiert gewesen sein müsse. Sie sind nur ein Zeichen für die Segmentierung der Körperregion, zu welcher sie hinzugehören.

Dafs bei den ausgebildeten Wirbeltieren die embryonal vorhandene Segmentierung des Kopfes mehr oder minder verloren geht, hängt besonders von zwei Momenten ab. Erstens entwickeln sich die Ursegmente nur wenig, liefern unbedeutende Muskeln, bilden sich zum Teil ganz zurück, zweitens wird das Visceralskelett von tief eingreifenden Metamorphosen betroffen. Namentlich bei den höheren Wirbeltieren erfährt es solche Rück- und Umbildungen, dafs schliefslich nichts mehr von der ursprünglich segmentalen Anordnung seiner Teile (Kiefergaumenapparat, Gehörknöchelchen, Zungenbein) zutage tritt.

B. Die Entwicklung des Extremitätenskeletts.

Die Gliedmafsen setzen sich bei den Wirbeltieren vorn und hinten zur Seite des Rumpfes als kleine, flossenartige Auswüchse an (Fig. 160, 221, 373). Dafs sie hier mehr der ventralen als der dorsalen Fläche des Körpers angehören, geht daraus hervor, dafs sie von den ventralen Ästen der Rückenmarksnerven innerviert werden.

Ferner scheinen die Gliedmafsen zu einer gröfseren Anzahl von Rumpfsegmenten zu gehören. Es läfst sich dies sowohl aus der Art der Nervenverteilung, als auch aus der Abstammung ihrer Muskulatur erschliefsen. Denn die vorderen und die hinteren Gliedmafsen beziehen ihre Nerven immer von einer gröfseren Anzahl von Spinalnerven. Die Muskeln aber stammen aus derselben Quelle wie die ganze Rumpfmuskulatur, nämlich von den Ursegmenten ab, Verhältnisse, die bei Selachier-Embryonen leicht festzustellen sind. Bei ihnen wachsen, wie Untersuchungen von DOHRN gelehrt haben, von einer gröfseren Anzahl von Ursegmenten je zwei Knospen in das Gallertgewebe der Flossenanlage hinein, lösen sich dann von ihrem Mutterboden ab und teilen sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, die Anlage der Streck- und der Beugemuskulatur. Jede Flosse enthält mithin eine Reihe hintereinandergelegener, segmental entstandener Muskelanlagen, eine Tatsache, welche noch bei manchen anderen Fragen, welche den Ursprung der Gliedmafsen betreffen, ins Gewicht fällt.

Beim Menschen nimmt die Anlage der Gliedmafsen in der fünften Woche schon eine bestimmtere Gestalt an. Der Höcker hat sich vergröfsert und in zwei Stücke gegliedert, von denen das distale zu Hand und Fufs wird (Fig. 181). Auch beginnt an der vorderen Extremität bereits die Hand an ihrem vorderen Rand Einkerbungen zu erhalten, durch welche sich die ersten Rudimente der Finger markieren. In der sechsten Woche sind die drei Hauptabschnitte der Gliedmafsen zu erkennen, indem sich noch das proximale Stück durch eine Querfurche in Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel gesondert hat. Auch sind jetzt am Fufs die Zehen durch Einschnürungen, aber weniger deutlich als an der Hand angedeutet. In der siebenten Woche bemerkt man an den Spitzen der Finger krallenartige, aus Epidermiszellen bestehende Ansätze, die Urnägel. „An der Hand fällt auf diesem Stadium", wie HENSEN bemerkt, „die Ähnlichkeit mit der von der Sohle aus betrachteten Vorderextremität eines Karnivoren auf: die Polster sind bei zehenartiger Kürze und Dicke der Finger stark entwickelt."

Bei ihrer Vergröfserung legen sich die Gliedmafsen der Bauchfläche des Embryo an und sind dabei schräg von vorn nach hinten

gerichtet, und zwar die vorderen Gliedmafsen mehr als die hinteren. Bei beiden liegt ursprünglich die spätere Streckseite dorsal, die Beugeseite ventral. Sowohl der radiale wie der tibiale Rand mit dem Daumen und der grofsen Zehe sind kopfwärts und der fünfte Finger und die fünfte Zehe sind schwanzwärts gewandt. Hieraus, sowie aus der Annahme, dafs die Gliedmafsen mehreren Rumpfsegmenten angehören, erklären sich einige Verhältnisse in der Verteilung der Nerven der oberen Extremität. Es wird nämlich am Arm „die radiale Seite von Nerven versorgt (Axillaris, Musculocutaneus), deren Fasern auf den fünften bis siebenten Cervicalnerven zurückzuführen sind. An der Ulnarseite finden wir dagegen Nerven (Nervus cutaneus medialis, medius und ulnaris), deren Entstehung aus dem unteren, sekundären Stamme des Plexus ihre Abstammung aus dem achten Hals- und ersten Dorsalnerven unschwer erkennen läfst." (SCHWALBE.)

Im weiteren Fortgang der Entwicklung verändern die beiden Gliedmafsen ihre Ausgangsstellung, und zwar die vordere in höherem Grade als die hintere, indem sie sich um ihre Längsachse in entgegengesetzter Richtung drehen; auf diese Weise kommt am Oberarm die Streckseite nach hinten, am Oberschenkel nach vorn zu liegen; Radius und Daumen sind jetzt lateralwärts, Tibia und grofse Zehe medianwärts gelagert. Diese Lageveränderungen durch Drehung sind bei Bestimmung der Homologien von vorderer und hinterer Extremität naturgemäfs in Rechnung zu bringen, so dafs Radius und Tibia, Ulna und Fibula einander entsprechen.

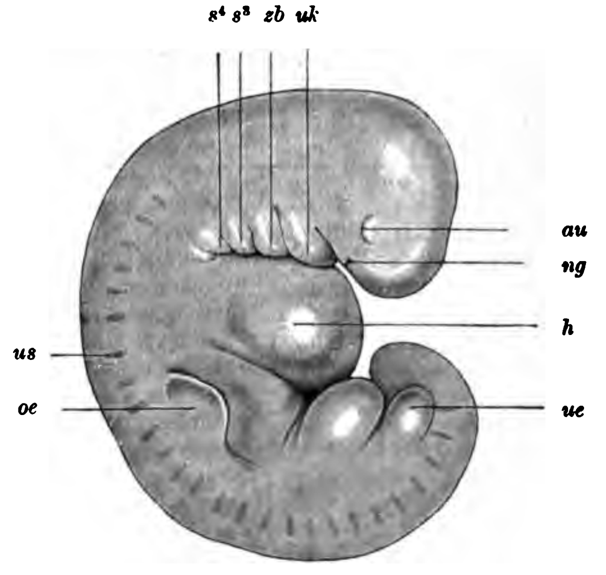


Fig. 373. **Sehr junger menschlicher Embryo aus der vierten Woche von 4 mm Nackensteifslänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin acht Stunden nach ihrem Tode entnommen.** Nach RABL.

au Auge, *ng* Nasengrube, *uk* Unterkiefer, *zb* Zungenbeinbogen, s^3, s^4 dritter, vierter Schlundbogen, *h* durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand, *us* Grenze zweier Ursegmente, *oe*, *ue* obere, untere Extremität.

In der ursprünglich gleichmäfsigen Zellenmasse setzen sich allmählich Skelett- und Muskelanlagen schärfer voneinander ab, indem die Zellen einen bestimmteren, histologischen Charakter gewinnen. Hierbei ist folgende Erscheinung zu beobachten: Die Teile des Extremitätenskeletts werden nicht alle gleichzeitig angelegt, sondern halten eine bestimmte Reihenfolge ein, etwa in der Weise, wie bei der Entwicklung des Achsenskeletts der Gliederungsprozefs vorn be-

ginnt und nach rückwärts fortschreitet. So bilden sich an den Gliedmafsen die proximal, d. h. dem Rumpfe näher gelegenen Skelettstücke früher aus, als die distal oder entfernter gelegenen. Am auffälligsten tritt dies an den Fingern und Zehen hervor. Während die erste Phalanx sich schon vom umgebenden Gewebe bei Embryonen der fünften und sechsten Woche abgesetzt hat, ist die zweite und dritte noch nicht zu erkennen; das Ende der Finger- und Zehenanlagen wird noch von einer kleinzelligen, in Wucherung begriffenen Masse dargestellt. In dieser sondert sich hierauf die zweite, zuletzt die dritte Phalanx. Ferner eilen die vorderen Gliedmafsen den hinteren in ihrer Ausbildung etwas voraus.

Bei der Entstehung des Extremitätenskeletts sind ebenfalls wie bei der Wirbelsäule und dem Schädel drei verschiedene Stadien zu unterscheiden, ein Stadium der häutigen, der knorpeligen und der knöchernen Anlage.

1) **Schulter- und Beckengürtel.** Die Extremitätengürtel bestehen bei ihrer Anlage aus je einem Paar von gebogenen Knorpelstücken, die unter der Haut in die Rumpfmuskeln eingebettet sind und etwa in ihrer Mitte eine Gelenkfläche zur Aufnahme des Skeletts der freien Extremität tragen. Hierdurch zerfällt jeder Knorpel in eine dorsale, der Wirbelsäule genäherte, und in eine ventrale Hälfte. Die erstere ist bei den Säugetieren und dem Menschen zu einem breiten, schaufelförmigen Stück umgestaltet, die ventrale Hälfte dagegen, welche entweder nahe oder bis zur Medianebene heranreicht, ist in zwei auseinanderweichende Fortsätze, einen vorderen und einen hinteren, gesondert. Die so unterscheidbaren Knorpelstücke verknöchern von besonderen Knochenkernen aus und gewinnen hierdurch noch einen höheren Grad von Selbständigkeit.

Das Schulterblatt des Menschen ist anfangs ein Knorpel von ähnlicher Gestalt wie beim Erwachsenen, nur dafs die Basis scapulae weniger entwickelt ist. Im dritten Monat beginnt die Verknöcherung vom Collum scapulae aus. Doch bleiben lange Zeit die Ränder, die Schultergräte und das Acromion knorpelig, was sie zum Teil auch noch beim Neugeborenen sind. In ihnen entstehen hier und da noch accessorische Kerne im Kindesalter.

Vom Gelenkteil des Schulterblattes geht ventralwärts ein knorpeliger Fortsatz aus, der beim Menschen kurz, bei anderen Wirbeltieren aber von beträchtlicher Gröfse ist und dann bis zum Brustbein heranreicht. Er entspricht der hinteren der oben erwähnten Spangen, in welche sich der ventrale Teil des Knorpelbogens gesondert hat, und ist als Pars coracoidea in der vergleichenden Anatomie bekannt. Beim Menschen ist er nur kümmerlich entwickelt. Seine gröfsere Selbständigkeit gibt sich aber noch darin zu erkennen, dafs er im ersten Lebensjahre einen eigenen Knochenkern erhält. Aus diesem entsteht allmählich ein Knochenstückchen (Os coracoideum), welches bis zum 17. Jahre durch einen Knorpelstreifen mit dem Schulterblatt verbunden ist und sich daher ablösen läfst. Später vereinigt es sich mit ihm durch Knochenmasse und stellt den Rabenschnabelfortsatz dar. Noch später erfolgt die Verschmelzung der oben erwähnten Nebenkerne, welchen eine gröfsere, morphologische Bedeutung nicht beizulegen ist.

Über die Stellung, welche das Schlüsselbein am Schultergürtel einnimmt, gehen die Ansichten nach zwei Richtungen auseinander. Nach GÖTTE und HOFFMANN etc. gehört es zu den primordialen knorpelig vorgebildeten Skeletteilen und entspricht der vorderen ventralen Spange, welche die Urform des Schultergürtels besessen hat. Nach GEGENBAUR ist es ein Belegknochen, der mit dem knorpeligen Skelett in ähnlicher Weise wie am Schädel die Belegknochen mit dem Primordialcranium in Verbindung getreten ist. Zu der verschiedenen Auffassung hat die eigentümliche Entwicklungsweise des Schlüsselbeins die Veranlassung gegeben. Es ist der erste Knochen, der beim Menschen, und zwar schon in der siebenten Woche, gebildet wird. Wie GEGENBAUR zuerst gefunden hat, entwickelt er sich am Anfang aus einem völlig indifferenten Gewebe. Dann setzen sich an seinen beiden Enden Knorpelmassen an, die weicher und mit weniger Zwischensubstanz versehen sind als die gewöhnlichen embryonalen Knorpel. Sie dienen, wie bei den anderen knorpelig vorgebildeten Knochen, dem Längenwachstum des Schlüsselbeins nach beiden Enden hin. Auch entwickelt sich im sternalen Ende, wie KÖLLIKER erwähnt, eine Art Epiphysenkern zwischen dem 15. und 20. Lebensjahre und verschmilzt bis zum 25. Jahre mit dem Hauptstück.

Der Beckengürtel läfst auch beim Menschen und bei den Säugetieren die ursprünglichen Verhältnisse noch am getreuesten erkennen. Er besteht in seiner ersten Anlage aus einem linken und einem rechten Hüftbeinknorpel, die ventralwärts in der Symphyse durch Bindegewebe vereinigt werden und in ihrer Mitte die Gelenkpfanne tragen. Jeder Hüftbeinknorpel läfst einen dorsal von der Pfanne gelegenen, verbreiterten Teil, welcher sich mit dem Sakralabschnitt der Wirbelsäule verbindet, den Darmbeinknorpel, unterscheiden sowie zwei ventrale, in der Symphyse zusammenstofsende Knorpelspangen, Scham- und Sitzbein, welche das Hüftbeinloch (Foramen obturatorium) umschliefsen. Vom Schambeinknorpel berichtet ROSENBERG, dafs er zuerst selbständig angelegt werde, aber sehr bald mit den anderen Knorpeln in der Pfanne verschmelze.

Die Verknöcherung beginnt am Ende des dritten Monats von drei Stellen aus, und so bildet sich ein knöchernes Darm-, Scham- und Sitzbein auf Kosten des Knorpels, der aber noch zur Zeit der Geburt in ansehnlichen Resten vorhanden ist. Denn noch ist knorpelig der ganze Darmbeinkamm, der Rand und Grund der Pfanne, die ganze Strecke vom Sitzbeinhöcker zum Schambeinhöcker.

Nach der Geburt schreitet das Wachstum der drei Knochenstücke nach der Pfanne vor, wo sie untereinander zusammentreffen, aber noch bis zur Pubertät durch Knorpelstreifen, welche eine dreistrahlige Figur zusammen bilden, getrennt bleiben. Im achten Lebensjahre etwa verschmelzen Scham- und Sitzbein mit ihrem ab- und aufsteigenden Ast untereinander, so dafs jetzt jedes Hüftbein aus zwei durch Knorpelgewebe in der Pfanne vereinigten Stücken, dem Darmbein und einem Schamsitzbein, besteht. Diese vereinigen sich zu einem Stück erst zur Zeit der Pubertät. Wie am Schulter-, kommen auch am Beckengürtel Nebenkerne vor, von denen einer, der zuweilen im Knorpel der Pfanne auftritt, der wichtigste ist und als Os acetabuli beschrieben wird. Andere entstehen im knorpeligen Darmbeinkamm und in den Spinae und Tubercula und im Tuber ischii. Sie gesellen sich zum Hauptknochen erst am Ende der Wachstumsperiode hinzu.

2) **Skelett der freien Extremität.** Alle Skeletteile von Hand, Ober- und Unterarm, ebenso von Fufs, Ober- und Unterschenkel sind ursprünglich solide, hyaline Knorpelstücke, welche im grofsen und ganzen ziemlich frühzeitig die äufseren Formen der später an ihre Stelle tretenden Knochen gewinnen. Gegen ihre Umgebung sind sie durch eine faserige Bindegewebsschicht, die Knorpeloberhaut oder das Perichondrium, abgegrenzt.

Vom Anfang des dritten Monats beginnt an den gröfseren Skelettstücken der Verknöcherungsprozefs, bei welchem in ähnlicher Weise wie an der Wirbelsäule das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird. Hierbei treten mehrere, allgemein gesetzmäfsige Erscheinungen hervor, auf welche ich noch näher eingehen will, ohne indessen dabei die komplizierten, histologischen Vorgänge zu berücksichtigen, über welche Lehrbücher der Gewebelehre Auskunft geben.

Der Verknöcherungsprozefs gestaltet sich äufserlich etwas verschieden, je nachdem die Knorpel klein und in den verschiedenen Dimensionen mehr gleichmäfsig entwickelt sind wie an der Hand- und der Fufswurzel oder sich mehr in die Länge gestreckt haben.

Im ersten Falle ist der Hergang ein einfacherer. Von der Knorpeloberhaut her wachsen bindegewebige, zellenreiche Fortsätze mit Gefäfsen in den Knorpel hinein, lösen die Grundsubstanz auf und vereinigen sich in dem Zentrum untereinander. Es entsteht ein Netzwerk von Markräumen, in deren Umgebung es zu einer Ablagerung von Kalksalzen (einer provisorischen Verkalkung) kommt. Die Markräume dehnen sich mehr und mehr durch Zerstörung von Knorpelsubstanz aus. Dann werden von den oberflächlich gelegenen Markzellen Knochenlamellen, die sich nach und nach verdicken, abgeschieden. Der so entstandene Knochenkern vergröfsert sich langsam, bis schliefslich der Knorpel fast ganz verdrängt und von ihm nur noch eine dünne Schicht als Überzug an der Oberfläche übrig geblieben ist. Die Verknöcherung der Hand- und Fufswurzelknochen ist somit eine rein enchondrale und geht gewöhnlich von einem, zuweilen auch von zwei Knochenkernen aus. Sie beginnt erst sehr spät, in den ersten Jahren nach der Geburt. Eine Ausnahme machen nur am Fufs der Calcaneus und Talus, welche im sechsten und siebenten Monat einen Knochenkern erhalten, und das Cuboid, das kurz vor der Geburt zu ossifizieren beginnt. Bei den übrigen findet die Verknöcherung nach der Geburt, wie Kölliker angibt, in folgender Reihenfolge statt.

I. An der Hand: 1) Capitatum und Hamatum (1. Jahr). 2) Triquetrum (3. Jahr). 3) Multangulum majus und Lunatum (5. Jahr). 4) Naviculare und Multangulum minus (6—8. Jahr). 5) Pisiforme (12. Jahr).

II. Am Fufs: 1) Naviculare (1. Jahr). Cuneiforme I und II (3. Jahr). 3) Cuneiforme III (4. Jahr).

In einer komplizierteren Weise vollzieht sich der Verknöcherungsprozefs an den langen Knorpeln, an denen er auch viel früher, meist schon vom dritten embryonalen Monat an, beginnt. Der Hergang ist ein ziemlich typischer. Zuerst findet eine perichondrale Verknöcherung in der Mitte der einzelnen Knorpel, des Humerus und des Femur, der Tibia und der Fibula, des Radius und der Ulna, statt. Von der Knorpeloberhaut wird anstatt knorpeliger Grundsubstanz Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aufgelagert, so dafs er

in seiner Mitte von einem immer dicker werdenden Knochencylinder eingescheidet wird.

Das Weiterwachstum des so aus zwei Geweben zusammengesetzten Skelettstücks geht in einer doppelten Weise vor sich: erstens durch Wucherung des Knorpels und zweitens durch Vermehrung der Knochensubstanz. Das Knorpelgewebe vermehrt sich an den beiden Enden des Skelettstücks und trägt zu seiner Verlängerung und Verdickung bei. In der Mitte dagegen, wo es von einem Knochencylinder eingehüllt ist, bleibt es im Wachstum stehen. Hier findet fortwährend eine Auflagerung neuer Knochenlamellen auf die bereits gebildeten von der ursprünglichen Knorpelhaut oder, wie man jetzt richtiger sagt, von der Knochenoberhaut aus statt. Hierbei dehnen sich die später abgelagerten Lamellen immer weiter nach den beiden Enden des Skelettstücks aus; es werden immer neue Knorpelbezirke vom Knochen eingescheidet und in ihrem Wachstum gehemmt. Die periostale Knochenscheide aber nimmt infolgedessen die Form zweier mit ihren Spitzen verbundener Trichter an.

Der den Trichter ausfüllende Knorpel erfährt frühzeitig eine allmähliche Um- und Rückbildung. Von der knöchernen Scheide aus wachsen Bindegewebszüge mit Blutgefäfsen in ihn hinein, lösen die Grundsubstanz auf und erzeugen gröfsere und kleinere Markräume. Indem dann an der Oberfläche derselben auch Knochengewebe auf die stehengebliebenen Knorpelreste ausgeschieden wird, entwickelt sich eine spongiöse, knöcherne Substanz, welche die trichterförmigen Höhlen des periostal entstandenen, kompakten Knochenmantels ausfüllt. Der spongiöse Knochen ist übrigens nur eine vergängliche Bildung. Nach und nach wird er von der Mitte des Skelettstücks aus wieder aufgelöst, wobei an seine Stelle weiches, mit Blutgefäfsen reichlich versehenes Mark tritt. Auf diese Weise entsteht in der ursprünglich ganz kompakten Knorpelanlage die grofse Markhöhle der Röhrenknochen.

Während dieser Vorgänge bleiben die beiden Enden immer noch knorpelig und dienen noch lange Zeit durch ihre Wucherung zum Längenwachstum des Skelettstücks. Sie werden als die beiden Epiphysen bezeichnet, im Gegensatz zu dem zuerst verknöcherten Mittelstück, welches den Namen der Diaphyse erhalten hat. Letztere vergröfsert sich auf Kosten des Epiphysenknorpels, indem sich der enchondrale Verknöcherungsprozefs mit einer sich deutlich markierenden Verknöcherungslinie nach beiden Enden fortsetzt.

Eine neue Komplikation tritt in der Entwicklung der Röhrenknochen entweder kurze Zeit vor der Geburt oder in den ersten Lebensjahren ein. Es bilden sich dann nämlich in der Mitte jeder Epiphyse besondere Verknöcherungscentren, die sogenannten Epiphysenkerne, aus, indem in der schon früher beschriebenen Weise blutgefäfsführende Kanäle durch Auflösung der Knorpelsubstanz entstehen und sich zu gröfseren Markräumen verbinden, an deren Oberfläche dann Knochengewebe ausgeschieden wird. Durch langsam fortschreitende, auf Jahre sich erstreckende Vergröfserung der Knochenkerne wird der Epiphysenknorpel nach und nach in eine spongiöse Knochenscheibe umgewandelt und schliefslich bis auf geringe Reste zerstört. Einmal erhält sich eine nur wenige Millimeter dicke Schicht als Überzug an der freien Oberfläche und stellt den „Gelenkknorpel“ dar. Zweitens bleibt eine dünne Knorpelschicht lange

Zeit zwischen dem zuerst entstandenen, knöchernen Mittelstück und den knöchernen scheibenförmigen Epiphysen bestehen und dient dem Längenwachstum des Skelettstücks. Der Knorpel nämlich vermehrt sich durch Wucherung seiner Zellen in energischer Weise und wird in demselben Mafse immer wieder neu ersetzt, wie er an seinen beiden Endflächen durch enchondrale Verknöcherung aufgelöst wird; denn auf seine Kosten wächst sowohl die knöcherne Epiphyse als auch, und zwar in viel bedeutenderem Mafse, die sich rascher vergröfsernde Diaphyse.

So kommt es, dafs man Röhrenknochen, deren Wachstum noch nicht abgeschlossen ist, in drei Knochenstücke zerlegen kann, wenn man die organischen Teile durch Fäulnis entfernt. Eine Verschmelzung zu einem einzigen Knochenstück erfolgt erst, wenn zur Zeit der Geschlechtsreife das Längenwachstum des Körpers beendet ist. Dann werden die dünnen Knorpellamellen zwischen der Diaphyse und ihren beiden Epiphysen zerstört und noch in Knochensubstanz umgewandelt. Von dieser Zeit an ist eine weitere Vergröfserung des Knochens in der Länge nicht mehr möglich.

Aufser den drei eben beschriebenen, typischen und hauptsächlichen Centren, von denen die Verknöcherung der knorpeligen Anlage eines Röhrenknochens ausgeht, legen sich in vielen Fällen noch kleinere Verknöcherungscentren von einer mehr untergeordneten Bedeutung an, welche man als accessorische Knochenkerne oder als Nebenkerne bezeichnet. Sie entstehen immer erst in späteren Jahren, wenn die Epiphysen weit entwickelt und zuweilen schon mit der Diaphyse in Verschmelzung begriffen sind. Sie treten dann an solchen Stellen auf, an denen die knorpelige Anlage Höcker und Vorsprünge besitzt, wie in den Tubercula des Oberarms, in den Trochanteren des Femur, den Epicondyli etc. Sie dienen zur Umwandlung derselben in Knochenmasse und verschmelzen gewöhnlich am spätesten mit dem Hauptknochen.

Angaben über den Beginn der Verknöcherung in den einzelnen Skelettstücken. Das Oberarmbein verknöchert in der Diaphyse in der achten Woche. Epiphysenkerne bilden sich erst nach der Geburt am Anfang des ersten oder am Anfang des zweiten Lebensjahres. Im zweiten Jahre treten Nebenkerne im Tuberculum majus und minus, vom fünften Jahre an in den Epicondylen auf. — Radius und Ulna verknöchern in der Diaphyse ebenfalls von der achten Woche an. Epiphysenkerne erscheinen erst vom zweiten bis fünften Lebensjahre an. Nebenkerne werden ziemlich spät in den Griffelfortsätzen beobachtet. — Die Metacarpalia verknöchern von der neunten Woche an, doch so, dafs nur eine knorpelige Epiphyse, und zwar (mit Ausnahme des Metacarpale des Daumens) am distalen Ende, entsteht. Diese erhält im dritten Lebensjahre einen eigenen Knochenkern. — Die Verknöcherung in den Phalangen beginnt zu derselben Zeit wie in den Metacarpalia. — Das Oberschenkelbein verknöchert von der siebenten Woche an. Geringe Zeit vor der Geburt legt sich in der distalen Epiphyse ein Knochenkern an, welcher mit zu den Zeichen, dafs ein Kind ausgetragen ist, gehört und daher für forensische Zwecke eine gewisse Bedeutung besitzt. Nach der Geburt tritt bald ein Epiphysenkern im Kopf des Femur auf. Nebenkerne bilden sich im fünften Lebensjahre im Trochanter maior, im 13. bis 14. im Trochanter minor. — Tibia und Fibula erhalten ihre Epiphysenkerne nach der Geburt zuerst am proximalen, dann am distalen Ende

im ersten und dritten Lebensjahre, und zwar so, dafs die Verknöcherungen in der Fibula etwa um ein Jahr später als in der Tibia erfolgen. GEGENBAUR sieht hierin eine Unterordnung der funktionellen Bedeutung der Fibula im Vergleiche zur Tibia ausgedrückt. — Die Kniescheibe verknöchert vom dritten Jahre an. — Für die Metatarsalia und die Zehenphalangen gilt im allgemeinen das für die entsprechenden Teile der Hand Gesagte.

3) **Entwicklung der Gelenke.** Da sich die einzelnen Knorpelstücke des Körpers in den Bindegewebsschichten durch histologische Metamorphose anlegen, so werden sie ursprünglich untereinander durch Reste des Muttergewebes verbunden. Dieses nimmt gewöhnlich eine mehr derbfaserige Beschaffenheit an und gestaltet sich so zu einem besonderen Bande. Eine derartige Vereinigung der einzelnen Skeletteile ist bei niederen Wirbeltieren, wie bei den Haien, die vorherrschende. Bei den höheren Wirbeltieren und dem Menschen erhält sie sich nur an manchen Orten, wie an der Wirbelsäule, in welcher die einzelnen Wirbelkörper durch bindegewebige Zwischenscheiben zusammenhängen. An solchen Stellen dagegen, an welchen die aufeinanderstofsenden Skeletteile einen höheren Grad von Beweglichkeit zueinander gewinnen, tritt an Stelle der einfacheren, bindegewebigen Vereinigung die kompliziertere Gelenkverbindung.

Bei der Entwicklung der Gelenke sind folgende allgemeine Erscheinungen zu beobachten:

Junge Knorpelanlagen, wie z. B. vom Ober- und Unterschenkel, sind auf frühen Stadien an den Stellen, wo sich später die Gelenkhöhle ausbildet, durch ein sehr zellenreiches Zwischengewebe getrennt (Zwischenscheibe von HENKE und REIHER). Das Zwischengewebe verliert später an Ausdehnung, indem auf seine Kosten die Knorpel an ihren Enden wachsen. In vielen Fällen schwindet es vollständig, so dafs dann die Endflächen der betreffenden Skeletteile sich unmittelbar eine Strecke weit berühren.

Jetzt hat sich auch schon die spezifische Krümmung der Gelenkflächen mehr oder minder gut ausgebildet. Es ist dies zu einer Zeit geschehen, wo eine Gelenkhöhle noch nicht vorhanden ist, und wo auch Bewegungen der Skeletteile nicht ausgeführt werden können, da die Muskeln nicht funktionsfähig sind. Hieraus folgt, dafs während des embryonalen Lebens die Gelenkflächen ihre spezifische Form nicht unter dem Einflufs der Muskeltätigkeit gewinnen können, und dafs sie sich nicht gleichsam durch Abschleifung und Anpassung aneinander infolge bestimmter, wiederkehrender Verschiebungen auf einfach mechanischem Wege bilden, wie von manchen Seiten angenommen worden ist. Die frühzeitig eintretende, typische Gestaltung der Gelenke erscheint daher als eine ererbte (BERNAYS). Nur für Veränderungen auf späteren Stadien kann die Muskeltätigkeit in Frage kommen, und wird sie auf die weitere Ausbildung und Formung der Gelenkflächen nicht ohne Einflufs sein.

Wenn nach Schwund des Zwischengewebes die Endflächen der sich entwickelnden Knorpel in unmittelbare Berührung kommen, tritt zwischen ihnen ein schmaler Spalt auf als erste Anlage der Gelenkhöhle. Er wird unmittelbar vom hyalinen Gelenkknorpel begrenzt, der in seinem Bereich keine besondere Knorpeloberhaut besitzt. Gegen das umgebende Bindegewebe findet hierauf allmählich eine schärfere Abgrenzung der Gelenkhöhle statt, indem sich von einem Knorpel zum

anderen eine festere Bindegewebsschicht entwickelt und zum Kapselband wird und andere Faserzüge sich zu einzelnen straffen Gelenkbändern formen.

Etwas abweichend gestaltet sich der Entwicklungsprozefs, wenn die Gelenkflächen nicht aufeinanderpassen. In diesen Fällen können sich die Enden der Knorpel nicht in der eben beschriebenen Weise unmittelbar berühren; sie bleiben jetzt durch mehr oder minder bedeutende Reste des zellenreichen Zwischengewebes getrennt, welches alsdann immer mehr eine derbfaserige Beschaffenheit annimmt.

Wenn das Zwischengewebe in ganzer Ausdehnung erhalten bleibt, entsteht eine feinknorpelige Zwischengelenkscheibe (Zwischenknorpel), welche sich als ein elastisches Polster zwischen die Skelettstücke hineinschiebt. Hier bildet sich je eine Gelenkspalte zwischen der Bandscheibe und den beiden Endflächen der Gelenkknorpel aus, oder, mit anderen Worten: es entwickelt sich eine Gelenkhöhle, welche durch eine Zwischenscheibe in zwei Räume getrennt ist.

Endlich kommt noch eine besondere Modifikation der Gelenke zustande, wenn sich die Knorpel teilweise berühren, teilweise durch Zwischengewebe getrennt bleiben. In diesem Falle erscheint an der Berührungsstelle eine einfache Gelenkspalte; seitwärts aber vergröfsert sich dieselbe dadurch, dafs sich die nicht kongruenten Teile der Knorpelflächen von dem sie trennenden Zwischengewebe abspalten. So entsteht zwar eine einheitliche Gelenkhöhle, doch schieben sich in sie von der Gelenkkapsel her die Umbildungsprodukte des Zwischengewebes hinein und stellen die sogenannten halbmondförmigen Faserknorpel oder Menisci, wie am Kniegelenk, dar.

Wie schon früher bei der Entwicklung der Extremitätenknochen beschrieben wurde, erhält sich ein aufserordentlich geringer Rest der Knorpelanlage auch nach Abschlufs des Verknöcherungsprozesses und bildet einen nur wenige Millimeter dicken Knorpelüberzug an den Gelenkflächen. Einen solchen besitzen die Gelenkflächen aller Knochen, welche sich aus einer knorpeligen Anlage entwickeln.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn Knochen, die im Bindegewebe direkt entstanden sind, wie die Belegknochen, in eine wirkliche Gelenkverbindung miteinander treten. Einen derartigen Fall bietet uns bei den Säugetieren das Kiefergelenk dar. An ihm wird der Gelenkfortsatz des Unterkiefers sowie die Gelenkgrube an der Schuppe des Schläfenbeins von einer dünnen, nicht verknöcherten Gewebsschicht überzogen. Sie sieht bei flüchtigem Anblick wie Knorpel aus und wird auch gewöhnlich als solcher beschrieben. Bei mikroskopischer Untersuchung aber zeigt sich, dafs sie sich nur aus Lagen von Bindegewebsfasern zusammensetzt. Wie es knorpelig und bindegewebig präformierte Knochen gibt, so hat man auch zu unterscheiden zwischen Gelenken mit einem Überzug von hyalinem Knorpel und Gelenken mit einem Überzug von faseriger Bindesubstanz.

Repetitorium zu Kapitel XII.

I. Entwicklung des Herzens. 1) In der ersten Anlage des Herzens sind zwei verschiedene Typen bei den Wirbeltieren zu unterscheiden: a) Bei Cyklostomen, Selachiern, Ganoiden, Amphibien entwickelt sich das Herz von Anfang an unpaar an der unteren Fläche der Kopfdarmhöhle im ventralen Darmgekröse, welches dadurch in ein

Mesocardium anterius und posterius zerlegt wird. b) Bei Vögeln und Säugetieren entwickelt sich das Herz aus zwei getrennten Hälften, welche nachträglich untereinander zu einem einfachen und dann wie beim ersten Typus gelagerten Schlauch verschmelzen.

2) Der zweite Typus ist von dem ersten abzuleiten und aus Anpassung an den Dottergehalt des Eies zu erklären, indem sich das Herz zu einer Zeit anlegt, wo die Darmplatte noch auf dem Dotter ausgebreitet und noch nicht zur Kopfdarmhöhle zusammengefaltet ist.

3) Das Herz legt sich bei allen Wirbeltieren zuerst in der Kopfhalsgegend hinter dem letzten Schlundbogen an.

4) Das hintere, venöse Ende des Herzschlauchs nimmt das Blut aus dem Körper durch die Venae omphalo-mesentericae auf, das vordere, arterielle Ende gibt es durch den Truncus arteriosus an den Körper ab.

5) Der einfache Herzschlauch geht bei den Amnioten: a) durch Krümmungen, Einschnürungen und Lageveränderungen und b) durch Bildung von Scheidewänden im Innern in das aus zwei Kammern und zwei Vorhöfen zusammengesetzte Herz über.

6) Der gerade Schlauch nimmt die Form eines S an.

7) Der venöse Abschnitt des S kommt mehr dorsal, der arterielle mehr ventral zu liegen; beide setzen sich durch eine enge Stelle, den Ohrkanal, als Vorhof und Kammer gegeneinander ab.

8) Der Vorhof treibt seitliche Ausstülpungen, die Herzohren, welche sich von hinten um den Truncus arteriosus herumlegen.

9) Die Scheidewandbildung, durch welche Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus in eine linke und eine rechte Hälfte abgeteilt werden, beginnt von drei verschiedenen Stellen aus.

a) Zuerst zerfällt der Vorhof durch die Vorhofsscheidewand in eine linke und eine rechte Hälfte; die Trennung wird aber wieder eine unvollständige dadurch, dafs in der Scheidewand eine Durchbrechung entsteht, das Foramen ovale, das bis zur Geburt offen bleibt.

b) Indem die Vorhofsscheidewand nach abwärts wächst (Septum intermedium, His), trifft sie den Ohrkanal und zerlegt ihn in das linke und das rechte Ostium atrioventriculare.

c) Die Kammer zerfällt durch das von der Herzspitze aus entstehende Septum ventriculi in ihre durch den Sulcus interventricularis auch äufserlich gesonderten Hälften.

d) Der Truncus arteriosus teilt sich in Pulmonalarterie und Aorta durch Entwicklung einer besonderen Scheidewand, welche zuerst oben beginnt, nach abwärts wächst und sich mit der Kammerscheidewand vereinigt.

e) Die vollständige Trennung im Vorhof erfolgt erst nach der Geburt durch dauernden Verschlufs des Foramen ovale.

10) Am Ostium atrioventriculare und am Ostium arteriosum bilden sich die ersten Anlagen der Klappen als nach innen vorspringende Verdickungen des Endokards (Endothelkissen).

II. Entwicklung der grofsen Arterien des Menschen. 1) Aus dem Truncus arteriosus entspringen sechs Paar Schlundbogengefäfse (Aortenbogen), welche an den Schlundbogen verlaufen, die Kopfdarmhöhle umfassen und sich dorsal zu den beiden primitiven Aorten vereinigen.

2) Die beiden primitiven Aorten verschmelzen frühzeitig zu der unpaaren, unter der Wirbelsäule gelegenen Aorta.

3) Von den sechs Paar Schlundbogengefäfsen bildet sich das erste, zweite und fünfte Paar zurück, das dritte liefert das Anfangsstück der Karotis interna, der vierte Bogen wird auf der linken Seite zum Aortenbogen, auf der rechten Seite zur Arteria anonyma brachiocephalica und zum Anfangsstück der Subclavia; der letzte Bogen gibt Äste zur Lunge ab und wird zur Pulmonalarterie, bleibt aber linkerseits bis zur Geburt durch den Ductus Botalli mit dem Aortenbogen in offener Verbindung, während er auf der rechten Seite verkümmert.

4) Nach der Geburt schliefst sich der Ductus Botalli und liefert das gleichnamige Band.

5) Von der Aorta gehen zwei Paar Arterienstämme zu den embryonalen Anhangsorganen, die Arteriae omphalo-mesentericae zu dem Dottersack, die Nabelarterien zum Harnsack und zum Mutterkuchen.

6) Die Arteriae omphalo-mesentericae dienen dem Dotterkreislauf und verkümmern später mit der Rückbildung des Nabelbläschens.

7) Die Nabelarterien, welche mit der Entwicklung des Mutterkuchens ansehnlicher werden, entspringen vom Lendenteil der Aorta, ziehen in der seitlichen Beckenwand nach vorn, dann zur Seite der Blase an der Innenfläche des Bauches zum Nabel und Nabelstrang.

8) Die Nabelarterien geben die A. iliaca interna zur Beckenhöhle, die A. iliaca externa zur unteren Extremität ab.

9) Nach der Geburt verkümmern die Nabelarterien zum seitlichen Blasennabelband (Ligamentum vesico-umbilicale laterale), bis auf ihr Anfangsstück, das als A. iliaca communis bestehen bleibt.

III. Entwicklung der grofsen Venen. 1) Mit Ausnahme der unteren Hohlvene werden alle Venenstämme paarig angelegt.

2) Die beiden Venae jugulares sammeln das Blut vom Kopf, die beiden Kardinalvenen vom Rumpf, besonders aber von den Urnieren.

3) Jugular- und Kardinalvenen verbinden sich jederseits zu den Cuvierschen Gängen, die in querer Richtung von der seitlichen Rumpfwand zum hinteren Ende des Herzens ziehen, in eine Querfalte der vorderen Rumpfwand, das Septum transversum, eingebettet.

4) Die beiden Dottervenen sammeln das Blut aus dem Dottersack und verlaufen vom Nabel an in dem ventralen Darmgekröse gleichfalls zum Septum transversum.

5) Die beiden Nabelvenen sammeln das Blut aus dem Mutterkuchen und verlaufen von der Insertion der Nabelschnur anfangs in der Bauchwand zum Septum transversum.

6) Im Septum transversum vereinigen sich Cuviersche Gänge, Dotter- und Nabelvenen zum Sinus reuniens, welcher später als selbständiges Gebilde schwindet und in den Herzvorhof eingezogen wird.

7) Die Kardinalvenen verlieren an Bedeutung a) infolge der Rückbildung der Urniere und b) dadurch, dafs die untere Hohlvene das Blut aus der unteren Körperhälfte zum Herzen zurückleitet.

8) Die untere Hohlvene entsteht mit ihrem oberen Teil als ein unpaares Gefäfs zwischen beiden Kardinalvenen und verbindet sich darauf an der Einmündungsstelle der Nierenvene mit der rechten Kardinalvene, die sich so zum unteren Abschnitt der unteren Hohlvene umbildet.

9) Die Cuvierschen Gänge mit dem Anfang der Jugularvenen werden als obere Hohlvenen bezeichnet.

10) Eine Asymmetrie der paarig angelegten Venenstämme wird dadurch hervorgerufen, dafs sich die beiden oberen Hohlvenen und die beiden Kardinalvenen in ihrer Mitte durch Querstämme verbinden.

11) Da durch die Queranastomosen das Blut aus den Stämmen der linken Körperhälfte in diejenigen der rechten Hälfte mehr und mehr übergeleitet wird, bildet sich das Endstück der oberen linken Hohlvene zurück bis auf einen kleinen, in der Kranzfurche des Herzens gelegenen Teil, der die Herzvenen aufnimmt und zum Sinus coronarius cordis wird. Ebenso schwindet das Herzende der linken Kardinalvene.

12) Aus paarigen Anlagen gehen so die unpaare obere Hohlvene, der Sinus coronarius cordis, die V. azygos und hemiazygos hervor.

13) Die Dottervenen, die später unpaar werden, erzeugen, wenn sich die Leber entwickelt, den Pfortaderkreislauf (V. hepaticae advehentes und revehentes).

14) Die Nabelvenen, von denen die rechte früh verkümmert, gehen ursprünglich in der Bauchwand über der Leber zum Sinus reuniens, dann bildet die linke eine Anastomose mit der Dottervene unter der Leber, wodurch ihr Blutstrom sich am Pfortaderkreislauf beteiligt.

15) Aus einer Anastomose zwischen der Nabelvene und dem Herzende der unteren Hohlvene entsteht an der unteren Fläche der Leber der Ductus venosus Arantii, was eine Teilung des Nabelvenenblutes in zwei Strombahnen zur Folge hat.

16) Nach der Geburt verkümmert die Nabelvene zum Ligamentum teres hepatis, der Ductus venosus Arantii obliteriert; die Venae hepaticae advehentes erhalten ihr Blut nur noch vom Endstück der Dottervene, der späteren Pfortader, welche das Blut vom Darmkanal sammelt.

17) Das Septum transversum, in welchem die zum Herzen tretenden Venenstämme verlaufen, bildet den Ausgang für die Entwicklung des Zwerchfells und des Herzbeutels und stellt zuerst eine unvollständige Scheidewand zwischen Bauchhöhle und Herzbeutelbrusthöhle dar, welche jederseits von der Wirbelsäule noch untereinander zusammenhängen.

18) Zuerst sondert sich der Herzbeutel von der Brusthöhle a) dadurch, dafs die Cuvierschen Gänge (die oberen Hohlvenen) anstatt quer, immer mehr schräg von oben nach unten verlaufen, sich vom Septum transversum loslösen und das Brustfell zu der von oben nach unten verlaufenden, nach innen vorspringenden Herzbeutelfalte erheben, b) dadurch, dafs die Herzbeutelfalte mit dem Mediastinum posterius verschmilzt, in welchem Speiseröhre und Aorta eingeschlossen sind, wobei die oberen Hohlvenen in das Mediastinum mit überwandern.

19) Die Brusthöhlen stellen eine Zeitlang dorsal vom Herzbeutel links und rechts von der Wirbelsäule gelegene, röhrenförmige Hohlräume dar, welche die sich entwickelnden Lungen aufnehmen und kaudalwärts noch mit der Bauchhöhle zusammenhängen.

20) Die beiden Brusthöhlen trennen sich von der Bauchhöhle, indem der dorsale Rand des Septum transversum mit Bauchfellfalten der hinteren Rumpfwand (den Pfeilern Uskows) verschmilzt.

21) Das Zwerchfell setzt sich aus einem ventralen Teil, dem Septum transversum, und einem dorsalen Teil, den Pfeilern, zusammen.

22) In das Septum transversum sowie in das mit ihm zusammenhängende Mesogastrium anterius wächst die Leber bei ihrer ersten Anlage hinein, löst sich aber später von ihm ab und bleibt nur noch durch ihren Bauchfellüberzug, das Kranzband und einen Teil des Ligamentum suspensorium mit dem Zwerchfell verbunden.

Entwicklung des Skeletts.

A. Die Wirbelsäule. 1) Man unterscheidet drei verschiedene Entwicklungsstufen: a) die häutige Wirbelsäule mit Chorda dorsalis (Rückensaite); b) die knorpelige und c) die knöcherne Wirbelsäule.

2) Die Chorda entwickelt sich aus einem unterhalb des Nervenrohrs gelegenen Zellenstreifen des inneren Keimblattes (Chordaentoblast, Chordaanlage) und trennt sich von ihm durch Abschnürung (Chordafalten).

3) Die Chorda bildet einen aus blasigen Zellen zusammengesetzten, von einer festen Scheide abgegrenzten Stab, der unterhalb des Mittelhirnbläschens (in der Gegend des späteren Türkensattels der Schädelbasis) beginnt und bis ins Schwanzende reicht.

4) Als bleibende Skelettanlage findet sich die Chorda nur bei Amphioxus und den Cyklostomen.

5) Eine knorpelige Wirbelsäule bleibt nur bei Selachiern und einigen Ganoiden bestehen, bei den übrigen Wirbeltieren spielt sie nur als Vorläufer der knöchernen Wirbelsäule eine Rolle.

6) Die knorpelige Wirbelsäule entwickelt sich durch histologische Metamorphose aus embryonalem Bindegewebe, das a) als skelettogene Chordascheide die Chorda einschliefst, b) um das Nervenrohr eine Hülle (häutige Wirbelbogen) herstellt, c) zwischen die Myomeren die Ligamenta intermuscularia entsendet.

7) Der Verknorpelungsprozefs beginnt zu beiden Seiten der Chorda und bildet um sie einen Knorpelring, den Wirbelkörper, von welchem der Verknorpelungsprozefs sich in der häutigen Hülle des Nervenrohrs ausbreitet, die Wirbelbogen liefert und mit der Entstehung des Wirbeldorns seinen Abschlufs findet.

8) Erst durch die Verknorpelung der skelettbildenden Chordascheide erfährt das Achsenskelett eine Gliederung in einzelne Wirbelabschnitte dadurch, dafs Reste des Muttergewebes nicht verknorpeln und zwischen den Wirbelkörpern zu den Zwischenwirbelscheiben, zwischen den Bogen zu den Ligamenta intercruralia etc. werden.

9) Die Segmentierung der Wirbelsäule ist in Abhängigkeit von der Segmentierung der Muskulatur entstanden in der Weise, dafs Skelett- und Muskelsegmente miteinander alternieren, und dafs die neben dem Achsenskelett gelegenen Längsmuskelfasern sich mit ihren Enden an zwei Wirbel ansetzen und sie gegeneinander zu bewegen imstande sind.

10) Die von den knorpeligen Wirbelkörpern eingeschlossene Chorda wird in ihrem Wachstum gehemmt und bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere in verschiedener Weise rückgebildet: bei den Säugetieren verkümmert ihr Abschnitt im Wirbelkörper vollständig, während sich in der Zwischenwirbelscheibe ein Rest als Gallertkern erhält.

11) Die knorpelige Wirbelsäule wandelt sich bei den meisten Wirbeltierklassen in eine knöcherne um dadurch, dafs das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird.

12) Jede knorpelige Wirbelanlage verknöchert beim Menschen von drei Kernen aus, von einem Kern in dem Körper und von je einem Kern in den Bogen. (Später noch accessorische Knochenkerne.)

13) Zu jedem Wirbelsegment gesellt sich ein Paar Rippen hinzu, welche durch einen Verknorpelungsprozefs in den Ligamenta intermuscularia ihren Ursprung nehmen.

14) Beim Menschen bilden sich die verschiedenen Abschnitte der Wirbelsäule durch Metamorphose der Wirbel- und Rippenanlagen.

a) An der Brustwirbelsäule gelangen die Rippen zu voller Ausbildung, verbreitern sich zum Teil mit ihren ventralen Enden und vereinigen sich zu den beiden Sternalleisten, aus deren Verschmelzung das unpaare Brustbein hervorgeht (Fissura sterni).

b) An der Hals- und Lendenwirbelsäule bleiben die Rippenanlagen klein und verschmelzen mit Auswüchsen der Wirbel, mit den Querfortsätzen, zu den Seitenfortsätzen. Hierbei erhält sich am Hals zwischen dem Querfortsatz und dem Rippenrudiment das Foramen transversarium für die Vertebralarterie.

c) Atlas und Epistropheus nehmen eine besondere Gestalt dadurch an, dafs sich der Körper des Atlas von seiner Bogenanlage getrennt erhält, dagegen sich mit dem Körper des Epistropheus vereinigt und seinen Zahnfortsatz darstellt (Knochenkern im Zahnfortsatz).

d) Das Kreuzbein geht aus der Verschmelzung von fünf Wirbeln und von den zu ihnen gehörigen Sakralrippen hervor, welche durch ihre Verschmelzung die Massae laterales erzeugen.

B. Das Kopfskelett. 1) Der Schädel durchläuft wie die Wirbelsäule drei Formzustände: a) häutiges, b) knorpeliges Primordialcranium, c) knöcherne Schädelkapsel.

2) Das häutige Primordialcranium besteht: a) aus dem vordersten Ende der Chorda, welche bis zum vorderen Rand des Mittelhirnbläschens reicht, und b) aus einer Bindegewebsschicht, welche als skelettogene Schicht die Chorda umgibt und nach oben eine häutige Umhüllung um die fünf Hirnblasen liefert.

3) Durch gewebliche Metamorphose des häutigen Primordialcranium nimmt das knorpelige seinen Ursprung.

a) Zu beiden Seiten der Chorda legen sich zuerst zwei knorpelige Parachordalia an, welche alsbald von oben nach unten die Chorda umwachsen und sich zu einer Knorpelplatte verbinden.

b) Nach vorn von den Parachordalia treten die Rathkeschen Schädelbalken auf, vereinigen sich bald an ihren hinteren Enden mit den Parachordalknorpeln, verbreitern sich an ihren vorderen Enden und verschmelzen zur Ethmoidalplatte; in ihrer Mitte bleiben sie längere Zeit getrennt und umfassen die Hypophysis (Gegend der Sattelgrube).

c) Von der so entstandenen knorpeligen Schädelbasis aus greift der Verknorpelungsprozefs wie bei der Entwicklung der Wirbelsäule zuerst auf die Seitenwand, zuletzt auf die Decke des häutigen Primordialcranium über und nimmt hierbei zum Teil die höheren Sinnesorgane in sich auf.

4) Bei den Selachiern stellt das knorpelige Primordialcranium eine bleibende Bildung dar mit dicken Wandungen; bei den Säugetieren und beim Menschen dagegen dient es zur Grundlage für die an seine Stelle tretende knöcherne Schädelkapsel; es ist daher auch

weniger als bei den Selachiern entwickelt, indem nur Basis und Seitenteile knorpelig sind, während die Decke gröfsere, durch häutige Membranen verschlossene Lücken aufweist.

5) Am knorpeligen Primordialcranium unterscheidet man: a) nach seinem Verhalten zur Chorda einen vertebralen (chordalen) und einen evertebralen (prächordalen) Abschnitt; b) nach Beziehungen zu den Sinnesorganen eine Ethmoidal-, Orbital-, Labyrinth- und Occipitalregion.

6) Wie sich die Rippen als untere Bogenbildungen zu der Wirbelsäule hinzugesellen, so verbindet sich am Kopf das Visceralskelett mit dem Primordialcranium.

7) Das Visceralskelett setzt sich aus gegliederten Knorpelspangen zusammen, die durch Verknorpelungsprozesse in den häutigen Schlundbogen zwischen den Schlund- oder Kiemenspalten entstehen.

8) Die knorpeligen Schlundbogen oder Visceralbogen sind nur bei niederen Wirbeltieren (dauernd bei den Selachiern) wohl entwickelt und werden nach ihrer Lage und Gestalt als Kieferbogen, Zungenbeinbogen und Kiemenbogen, deren Zahl schwankt, unterschieden.

9) Der Kieferbogen zerfällt in den knorpeligen Oberkiefer (Palatoquadratum) und den knorpeligen Unterkiefer (Mandibulare); der Zungenbeinbogen in das Hyomandibulare, das Hyoid und die unpaare Copula.

10) Bei den Säugetieren und beim Menschen wird ein knorpeliges Visceralskelett nur sehr verkümmert angelegt und wandelt sich in die Gehörknöchelchen und das Zungenbein um.

11) Im häutigen Kieferbogen entsteht: a) der Ambofs, welcher dem Palatoquadratum niederer Wirbeltiere entspricht; b) der Hammer, der Repräsentant des Gelenkteils des knorpeligen Mandibulare; c) der MECKELsche Knorpel, der dem übrigen Abschnitt des Mandibulare entspricht, sich aber später vollständig zurückbildet.

12) Der häutige Zungenbeinbogen liefert: a) in seinem obersten Teil den Steigbügel, b) den Griffelfortsatz, c) das Ligamentum stylohoideum, d) das kleine Horn und den Zungenbeinkörper.

13) Der dritte häutige Schlundbogen verknorpelt nur in seinem untersten Abschnitt zum grofsen Horn des Zungenbeins.

14) Das Primordialcranium zeigt auf keinem Stadium seiner Entwicklung eine Zusammensetzung aus Segmenten wie die Wirbelsäule.

15) Die ursprüngliche Segmentierung des Kopfes spricht sich allein aus in dem Auftreten mehrerer Ursegmente (Muskelabschnitte), in der Anordnung der Hirnnerven und in der Anlage des Visceralskeletts.

16) Das Primordialcranium ist also eine unsegmentierte Skelettanlage in einem anderweitig segmentierten Körperabschnitt.

17) Die Verknöcherung des Kopfskeletts ist ein viel komplizierterer Prozefs als die Verknöcherung der Wirbelsäule.

18) Während sich an der Wirbelsäule nur Knochen einer Art durch Substitution des Knorpelgewebes entwickeln, sind bei der Verknöcherung des Kopfskeletts zwei verschiedene Arten von Knochen, primäre und sekundäre, zu unterscheiden.

19) Die primären Kopfknochen entstehen aus knorpeliger Grundlage, wie die Knochenkerne in der knorpeligen Wirbelsäule.

20) Die sekundären Knochen, Beleg- oder Deckknochen, entstehen aufserhalb des primordialen Kopfskeletts aus bindegewebiger Grund-

lage als Haut- und Schleimhautverknöcherungen und sind bei niederen Wirbeltieren Teile eines über den ganzen Körper verbreiteten Hautskeletts.

21) Die Belegknochen entwickeln sich in einzelnen Fällen, die man als die ursprünglichen auffassen kann, durch Verschmelzung der Basis zahlreicher, in der Haut und Schleimhaut entstehender Zähnchen.

22) Primäre und sekundäre Knochen erhalten sich auf späteren Stadien teils getrennt, teils verschmelzen sie untereinander zu Knochenkomplexen, wie das Schläfenbein und das Keilbein.

23) Vom Primordialcranium bleiben nur unbedeutende Reste als knorpelige Nasenscheidewand und als Nasenknorpel erhalten.

C. Das Extremitätenskelett. 1) Das Skelett der Gliedmafsen legt sich mit Ausnahme des Schlüsselbeins, dessen Entwicklung manche Eigentümlichkeiten zeigt, in knorpeligem Zustand an (knorpeliger Schultergürtel, knorpeliger Beckengürtel, Knorpel von Arm und Bein).

2) Die Verknöcherung erfolgt in derselben Weise wie an der Wirbelsäule und am Primordialcranium von Knochenkernen aus unter Zerstörung und Ersatz des Knorpelgewebes durch Knochengewebe.

3) Die kleinen Knorpel der Fufs- und Handwurzel verknöchern zum gröfseren Teil von einem Knochenkern aus, die gröfseren platten Knorpel des Schulter- und Beckengürtels von mehreren Zentren aus.

4) Die knorpeligen Anlagen der Röhrenknochen verknöchern zuerst in der Diaphyse, während ihre beiden Enden, die Epiphysen, lange Zeit knorpelig bleibend, das Längenwachstum vermitteln.

5) Die knorpeligen Epiphysen beginnen beim Menschen teils im letzten Monat vor der Geburt, teils erst nachher von eigenen Centren aus (Epiphysenkernen) zu verknöchern.

6) Die Verschmelzung der knöchernen Diaphyse und der knöchernen Epiphysen erfolgt mit Beendigung des Längenwachstums des Skeletts unter Verdrängung des trennenden Knorpelgewebes.

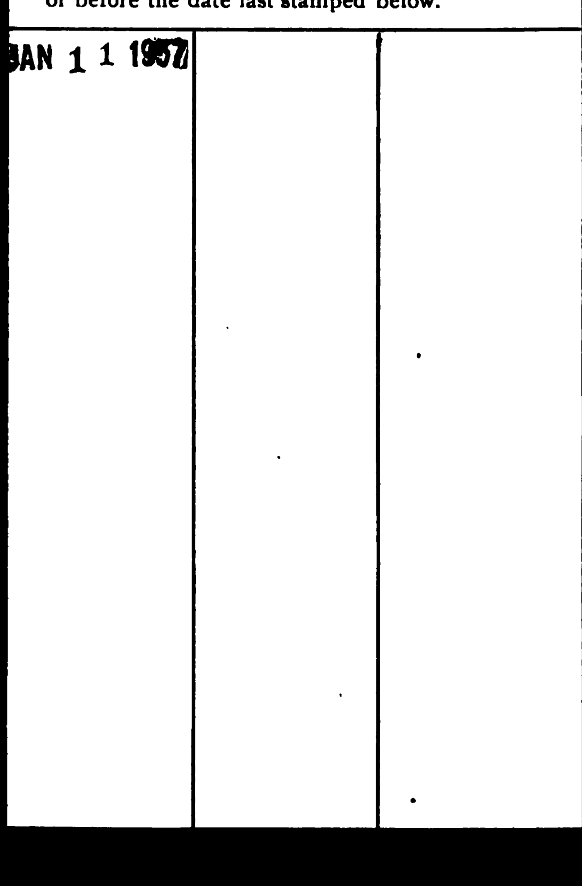
7) Vor beendetem Wachstum lassen sich die Röhrenknochen in ein Mittelstück und zwei knöcherne Epiphysenscheiben zerlegen.

8) Von der Knorpelanlage eines Röhrenknochens erhält sich nur ein geringer Rest als Überzug der Gelenkenden (Gelenkknorpel).

9) Die Markhöhle der Röhrenknochen entwickelt sich durch Resorption der im Knorpel zuerst gebildeten, spongiösen Knochensubstanz.

10) Während die Gelenkenden der knorpelig angelegten Knochen von hyalinem Knorpel überzogen sind, zeigen die Gelenkflächen der Knochen bindegewebigen Ursprungs (Belegknochen) einen Überzug faseriger Bindesubstanz (Kiefergelenk).

Register.



D1655 43462

D1655 Hertwig, Oskar 43462
H57 Die Elemente der Entwicklungslehre des
1904 Menschen und der Wirbeltiere 2. Aufl.

Dr de Vries (per BWed.) 1 1 19
signature on other card (orange)

43462

